АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVI, ВЫП. 6

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ☆ 1947

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ

ТОМ XXVI　　1947　　ВЫПУСК 6

ноябрь—декабрь

Адрес редакции: Москва, 9, ул. Герцена, 6, Институт зоологии Московского ордена Ленина государственного университета им. М. В. Ломоносова, редакция Зоологического журнала

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXVI 1947 ВЫП. 6

ЗНАЧЕНИЕ ПАРАЗИТОЛОГИЧЕСКИХ ДАННЫХ ДЛЯ РЕШЕНИЯ ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИХ ВОПРОСОВ

В. А. ДОГЕЛЬ

Ленинградский государственный университет

До настоящего времени данные по распространению паразитических животных почти не учитывались при решении зоогеографических проблем. Все зоогеографическое районирование создано на материале свободноживущих организмов. Даже в отношении этих последних история зоогеографии показывает постепенное расширение круга форм, привлекаемых для характеристики различных зоогеографических территорий. В сухопутной зоогеографии вначале учитывались почти исключительно млекопитающие и птицы, позже к ним присоединились некоторые группы насекомых, еще позже наземные моллюски и дождевые черви.

В зоогеографии водных животных, выраставшей на гидробиологической почве и в несколько более позднее время, беспозвоночные играют гораздо бо́льшую роль в зоогеографическом районировании. Но что касается паразитов, они лишь в крайне редких, исключительных случаях привлекались гидробиологами в качестве вспомогательного материала для зоогеографических целей.

Между тем, паразитологические данные могут иметь в зоогеографии, и притом в разных ее разделах, большое значение.

Коснемся, прежде всего, связей между паразитологией и *классической зоогеографией*, или *зоогеографией фаунистической*. В этом отношении прежде всего не оставляет сомнений тот факт, что данные по распространению паразитов, взятые сами по себе, могут и должны служить для характеристики зоогеографических областей и делений меньшего порядка в такой же степени, как и данные по свободным животным.

В самом деле, мы имели бы право игнорировать паразитологические данные лишь в том случае, если бы все паразиты были строго специфичными по отношению к одному виду хозяев и если бы они встречались у этого хозяина во всех местах его распространения. Тогда ареал всякого паразита строго совпадал бы с таковым его хозяина и паразит мог бы оставляться нами без внимания. На самом деле этого нет — потому, что один паразит может жить одновременно у нескольких ви... хозяев (свойство, способствующее расширению ареала паразита), и... тому, что даже узко специфичные паразиты большею частью ра... странены далеко не на всем ареале своего хозяина (обстоятел... суживающее ареал паразита).

Очень отчетливо видна такая несогласованность распространен... зяев и паразитов на паразитофауне осетровых. Осетровые об... сильно обособленную группу рыб, обладающую в СССР набором... специфичных только для данной группы паразитов (помимо бо... менее случайных, которые здесь не принимаются в расчет).

Теперь, если мы проследим распространение этих специфичны... зитов в водоемах СССР, начиная с Дуная и Черного моря на з...

кончая Леной и Амуром на востоке, то увидим, что количество видов паразитов неуклонно уменьшается по направлению с юго-запада на северо-восток, т. е. отнюдь не совпадает с ареалом хозяев.

Из 22 видов паразитов осетровых рыб только четыре имеют в Союзе более или менее повсеместное распространение. Ареалы всех прочих более узки, так что эти виды могут служить для характеристики отдельных провинций и округов. Попутно укажем, что приведенный нами характер распространения паразитов в разных водоемах СССР очень хорошо совпадает с данными о расселении самих осетровых — наибольшее обилие видов паразитов в географическом центре ареала хозяев, т. е. Понто-Арало-Каспии.

Для того чтобы видеть, насколько существенно могут паразиты способствовать зоогеографической характеристике различных районов, возьмем еще пару примеров среди паразитов рыб. Так, имеются целые о т р я д ы паразитических червей, обитающие всего в одной подобласти и даже провинции. Например, отряд ленточных червей Nippotaenüda известен только для Японии и для Амурской подобласти. Своеобразные примитивные пиявки отряда Acanthobdellida встречаются лишь в Ледовитоморской провинции (Енисей, Имандра, Онежское озеро).

Еще легче можно найти примеры ограниченных в своем распространении и, следовательно, пригодных для зоогеографических характеристик семейств, родов и видов паразитов.

Подобно свободноживущим организмам многие паразиты дают картину разорванных ареалов, притом нередко не согласованных с ареалом хозяина, который остается непрерывным. Так, в семействе кишечных инфузорий Ophryoscolecidae два вида (Entodinium exiguum и E. bicornutum) до сих пор известны только из зоны тундры, от северного оленя, и, с другой стороны, из среднеазиатских пустынь, от сайги.

Возьмем еще один, более известный, пример, и притом такого рода, когда распространение паразита отрывается от распространения его хозяина,— широкий лентец человека. Характеризуя собой в общем Палеарктику (отрывочные сведения о наличии лентеца в Африке недостоверны), лентец обнаруживает явно пятнистое прерывистое распространение. Один вытянутый длинный ареал его тянется с Карелии через всю Прибалтику вплоть до Дании; другой охватывает Швейцарию и северную Италию, тогда как третий ограничен Румынией.

Не стоит дальше умножать примеры, ибо самодовлеющее значение паразитов для регистрирующей характеристики зоогеографических областей ясно и без того.

Гораздо больший интерес представляет вопрос о значении паразитологических данных в областях з о о г е о г р а ф и и э к о л о г и ч е с к о й и и с т о р и ч е с к о й, так как эти разделы зоогеографии, отрешаясь от простого регистрирования распространения разных животных, стараются выяснить п р и ч и н ы, обусловившие распространение той или иной группы животных в настоящем и в прошлом.

При этом зоогеографический интерес представляют либо данные по ...пространению самих паразитов, либо те же данные, но взятые в ка...ве отличного вспомогательного средства для выяснения ареала и ...й расселения хозяев паразитов, т. е. разных позвоночных.

...начала паразитологию стали применять именно в этом вспомога...ом отношении, причем указания на применимость и необходимость ...нения паразитологических данных мы находим еще у Лейкарта и ..., но настоящим пионером на этом пути был Иеринг (1891 и ... Иеринг занимался вопросом о происхождении южноамериканской ... позвоночных, главным образом млекопитающих. При этом он ... высказал мысль, что в случае общего происхождения двух хо...и должны содержать одинаковых или близких друг другу пара-

зитов. Опираясь на рассмотрение паразитических червей у южноамериканских и североамериканских млекопитающих, Иеринг приходит к крайне важным зоогеографическим выводам. По его мнению, соединение обеих Америк произошло не ранее плиоцена. Фауна Южной Америки слагается из двоякого рода элементов — древних автохтонов и новых поселенцев, пришедших после плиоцена из Северной Америки. Долгая изоляция автохтонов должна была привести и привела к развитию в них особых, самостоятельных форм паразитов, тогда как гетерохтонные пришельцы содержат паразитов, сходных с таковыми голарктических млекопитающих. Взгляды Иеринга на происхождение фауны Южной Америки, основанные в значительной мере на паразитологии, в общих чертах удержались и до сих пор.

Немного позже Иеринга в ряде статей (1896—1914) Келлог использует метод Иеринга для доказательства общности происхождения целого ряда птиц, сходных по строению, но занимающих отдельные ареалы. Критерием для него служат эктопаразиты птиц, пухоеды, обладающие большой степенью специфичности при выборе хозяев. Особую известность приобрела защищаемая Келлогом мысль об общем происхождении всех бескилевых птиц (кроме киви). Африканские страусы, южноамериканские нанду и австралийские казуары имеют несколько идентичных видов пухоедов, на чем и базируется Келлог. Интересно, что значительно позже, в подтверждение воззрений Келлога, на страусах и нанду были найдены и общие виды перьевых клещей (Pterolichus bicaudatus и Dermoglypus pachycnemis).

В русской зоогеографической литературе впервые применил паразитологические данные, насколько мне известно, Совинский (1904) в своем труде о происхождении понто-арало-каспийской фауны. Приводя доводы в пользу существовавших некогда связей Каспия с северными морями, Совинский указывает на наличие в Каспии не только северного тюленя, но и характерного для него скребня Corynosoma.

Из первых зоологов, применявших метод Иеринга для зоогеографии, следует еще упомянуть Гаррисона (1911—1928) с его работами по пухоедам и др. В этих работах Гаррисон делает далеко идущие выводы как зоогеографического, так и филогенетического свойства. Сходство пухоедов австралийских сумчатых с таковыми южноамериканских дикобразов служит ему для установления былой связи между Австралией и Южной Америкой, а характер пухоедов пингвинов говорит о том, что это семейство птиц не имеет никакого родства с антарктическими водоплавающими птицами, но скорее связано с тинаму, курами, голубями.

Говоря об иностранных ученых, работавших по методу Иеринга, нельзя обойти молчанием Меткафа (1923—1929). Этот ученый в течение всей своей научной карьеры изучал распространение паразитических инфузорий из кишечника амфибий и собрал по ним огромный материал в мировом масштабе. Комбинируя характер распространения этих паразитов у разных амфибий с распространением их хозяев, а также с картиной распределения материков и морей в разные эпохи жизни земли, Меткаф получает возможность не только каузально объяснить современное распространение многих амфибий, но и проследить в историческом аспекте пути их расселения и изменение их ареалов. Вместе с этим констатированные Меткафом факты послужили серьезным подтверждением для ряда гипотез о существовавших сухопутных связях между разными материками.

Некоторые любопытные сведения нам удалось найти в старой книжке Ван-Бенедена (1883) о паразитизме и симбиозе. Он отмечает, что китобои северных морей легко и безошибочно различают водящегося только в Арктике кита Mysticetus от других видов китов, ежегодно приходящих на север из более южных широт. Южные киты всегда обрастают многочисленными паразитическими усоногими рачками (Coronula

и др.), тогда как Mysticetus всегда свободен от этих поселенцев. Очевидно, указанные рачки сами способны жить только в южных морях, почему и заражают только китов, проделывающих южные миграции.

Однако отойдем от иностранной литературы и обратимся к тому, что за последние 20 лет сделано в интересующей нас области в Советском Союзе, а сделано, нужно сказать, немало.

В отношении экологической зоогеографии паразитов удалось за последние 15 лет, с одной стороны, раскрыть ряд закономерностей, проявляющихся в распространении паразитов, с другой стороны, найти много отдельных интересных фактов, заслуживающих упоминания.

Установлены прежде всего следующие моменты более общего значения.

1. Влияние места исследования паразитов в пределах ареала хозяина на состав паразитофауны. На местах, близких к границам ареала хозяина, последний теряет большинство своих специфичных паразитов, и паразитофауна его беднеет. Такую картину дают аральский лосось, ерш и шип на Арале, некоторые карповые (лещ, плотва) на крайнем севере Союза и др. Зависит это, с одной стороны, от сильной разреженности популяций хозяина у границ его ареала, частично же от исчезновения промежуточных хозяев некоторых паразитов на краях ареала окончательного хозяина.

2. Паразитофауна небольших обособленных участков суши (острова) или воды (замкнутые небольшие озера) тоже обладает некоторыми общими в обоих случаях особенностями. По сравнению с теми же хозяевами с материка или из более крупных водоемов, паразитофауна позвоночных с островов (например, Командоры) или из малых озер прежде всего сильно обеднена и, кроме того, носит в значительной мере случайный характер. Так, например, на одном из близко друг от друга расположенных двух главных Командорских о-вов (Беринга) песцы часто заражены ленточным червем Mesocestoides, на другом же (Медный) вовсе не имеют этих паразитов. Причина — отсутствие на Медном промежуточного хозяина Mesocestoides, а именно полевок.

Мы видим, что паразитофауна обитателей мелких, изолированных островов и озер имеет такой же дефектный и случайный отпечаток, как и само свободное население этих территорий.

3. Паразитофауна реликтовых животных носит почти те же основные черты. Особенно это относится к таким реликтам, которые приспособились к новым условиям существования, перешли в другой ландшафт (из моря в опресненные воды, из тайги в открытую местность). Паразитофауна их более или менее беднеет специфичными видами, не приобретая или приобретая мало новых. Прекрасный пример этому — треска оз. Могильного и четырехрогий бычок из Онежского озера. Треска, живущая в соленом, морском слое оз. Могильного, тем не менее утратила всех своих эктопаразитических раков, потеряла чрезвычайно распространенных у нее в море скребней и ряд других червей. Бычок, в реликтовых условиях приспособившийся к жизни в пресных водах, утратил в Онежском озере решительно всех своих прежних многоклеточных паразитов, не приобретя новых.

Весьма интересно было бы исследовать паразитофауну некоторых наземных реликтов, как, например, кавказского клеста (консервативный реликт) и кавказского тетерева (адаптивный реликт), выхухоли и др.

4. Общие характерные особенности распространения паразитов по сравнению с распространением свободноживущих организмов:

а) Свободноживущие формы зависят в своем распространении только от свойств окружающей среды (беря это понятие во всей широте, вплоть до действия естественных барьеров, мешающих дальнейшему распространению животного). Паразит, помимо зависимости от внешней

среды,— **прямой** во время пребывания **вне** тела хозяина и **косвенной** при нахождении **внутри** него,— зависит и от воздействия более близкой ему внутренней среды хозяина, к которой он также должен приспособляться. Кроме того, большинство паразитов обладает последовательно двумя и даже тремя хозяевами разного свойства, т. е. должно в течение своего цикла дважды или трижды менять свою внутреннюю настроенность в смысле защитных реакций от воздействия тканей и антител хозяина, в смысле самого обмена веществ паразита и т. д. В самом деле, у широкого лентеца, например, пребывание в полости тела рачка циклопа сменяется периодом жизни в полости тела холоднокровного позвоночного (рыбы), замыкается жизнью в кишечнике теплокровного (человека) и начинается сызнова периодом свободного плавания мерцательной личинки в воде до встречи с циклопом.

Все эти обстоятельства оказывают лимитирующее влияние на широту ареала паразитов.

b) С другой стороны, значительное большинство паразитов не узко специфично, приспособляется к жизни в нескольких видах хозяев, которые, естественно, имеют несколько разные потребности, обладают разными, хотя и находящими один на другой ареалами. Это обстоятельство действует положительно на ареал паразита по сравнению со свободно-живущими видами, среди которых каждый ограничен лишь своими собственными адаптивными способностями к внешней среде. Действительно, многие трематоды имеют очень широкий круг членистоногих в качестве своего второго промежуточного хозяина. Многие гельминты во взрослом или личиночном состоянии могут быть встречены в десятках видов рыб и т. д. Это, конечно, способствует расширению ареала паразита.

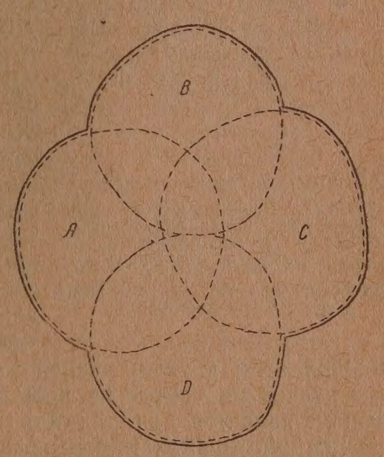


Рис. 1. Схема распространения паразита, развивающегося без смены хозяев и могущего заражать четыре различных вида животных (*A—D*), имеющих несколько различные ареалы

c) Третьим, влияющим на ареал паразитов, особенно гельминтов, фактором является то обстоятельство, что для выполнения ими всего своего жизненного цикла нужно наличие в одном и том же биотопе, в одном и том же биоценозе целой цепи из двух или даже трех экологически связанных между собой хозяев (окончательного и промежуточных). Этот фактор действует в неблагоприятном для распространения паразита смысле. Равнодействующая всех трех перечисленных выше факторов и определяет характер и ареал распространения каждого паразита.

Приводим две схемы, иллюстрирующие влияние отмеченных нами обстоятельств на ареал паразитов. На рис. 1 изображено распространение паразита, не имеющего промежуточных хозяев, но встречающегося в трех разных видах животных, ареалы которых не вполне совпадают. Ясно видно расширенное распространение паразитов по сравнению с ареалом каждого из хозяев, взятым в отдельности.

На рис. 2 изображено лимитирующее влияние смены хозяев у паразита со сменой (трех) последовательных хозяев на его окончательный ареал: паразит заселяет только тот ареал, на котором одновременно встречаются все три вида, служащие для него хозяевами.

В общем можно, пожалуй, сказать, что отмеченные особенности паразитов способствуют расширению ареала в целом, но зато разбивают

этот ареал на мелкие участки, отделенные друг от друга промежутками,— получается мелкая дробность ареала.

При перенесении этого факта на медицинскую или ветеринарную почву мы получаем понятие об очаговости распространения многих паразитных болезней, столь хорошо разработанной в медицинской паразитологии акад. Павловским.

5. Весьма интересные факты, закономерности и перспективы раскрылись при изучении распространения паразитов животных, совершающих длинные миграции.

Так, у паразитов проходных рыб наблюдается наличие двух категорий паразитов, а именно пресноводного и морского происхождения, контингенты которых закономерно сменяются на разных экологических фазах жизни хозяев. Вследствие этого можно, например, наблюдать, как при нерестовом ходе кеты в Амуре контингент ее морских паразитов, принесенных из моря, постепенно убывает; но даже в верхнем течении Амура мы находим у кеты такой парадокс, как личинок цестод, взрослые стадии которых живут в акулах.

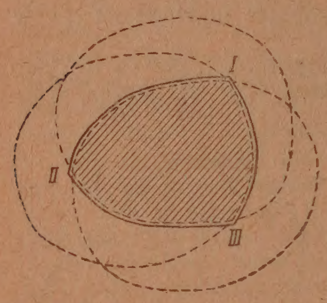


Рис. 2. Схема распространения паразита, развивающегося со сменой трех последовательных хозяев (*I—III*) — двух промежуточных и одного окончательного. Ко всем этим хозяевам паразит строго специфичен

В паразитофауне перелетных птиц нам удалось выделить даже целых три категории паразитов, которые ранее сбивались без разбора воедино. Это паразиты северные, южные и убиквисты, т. е. сопутствующие хояевам во всех их странствиях (пухоеды и перьевые клещи). Южные паразиты заражают птиц на их зимовьях и весной приносятся птицами на север, где большая часть их постепенно вымирает, часть же доживает до осеннего отлета птиц на юг и уносится обратно.

При этом южные засельники перелетных птиц во время пребывания хозяев на севере не проходят здесь цикла своего развития — этот период является для них или полной катастрофой, приводящей их к гибели, или временем перерыва в нормальном жизненном цикле. Яйца продолжают откладываться, но за отсутствием подходящих условий (например, подходящих промежуточных хозяев, имеющихся только в южных странах) не развиваются.

В результате выясняется явление необычайного интереса. Европейская паразитофауна перелетных птиц вовсе не монолитна, а на самом деле принадлежит двум совершенно разным зоогеографическим областям. Одна из них Палеарктика, тогда как другой областью для «южных» паразитов является или эфиопская область, или индомалайская, где они и размножаются и проходят весь свой цикл развития.

Так, например, у некоторых куликов и камнешарки Волкова (in litteris) нашла на Мурмане сосальщиков, которые впервые были найдены и до сих пор были известны у тех же птиц только в Бразилии.

Однако ежегодные заносы на север позволили некоторым южным паразитам птиц или, вернее, их стадиям развития приспособиться и в Средней Европе к условиям умеренного климата, так что такие паразиты из «южных» перешли в категорию убиквистов. Таким путем в европейскую фауну уже в качестве прочных ее компонентов влились некоторые, в сущности, тропические паразиты. Это можно считать доказанным для некоторых сосальщиков белого аиста (Cathaemasia и Chaunocephalus). Все остальные родичи этих сосальщиков водятся лишь в Центральной Африке или в тропической Америке, так что вторичный характер проживания их в Европе не подлежит сомнению.

Сказанного достаточно для того, чтобы показать большой интерес, который представляет конгломератная паразитофауна перелетных птиц.

В заключение данного раздела можно сказать, что всякий паразит (особенно эндопаразит) гораздо более характеризует определенные природные биотопы, чем его хозяин. Это звучит парадоксально, но это так. В самом деле, всякий свободный организм связан с определенным биотопом и биоценозом одной непосредственной живой нитью — самим собой. Между тем, как мы видели, большинство паразитов прикреплено к биотопу, может в нем существовать и связано с ним двумя или тремя живыми нитями — своими промежуточными и окончательным хозяевами. Поэтому и сцепленность паразитов с вполне определенными комбинациями биотических и абиотических условий должна быть более интимной. Паразит, словно этикетка, показывает нам присутствие в данном биотопе целого комплекса животных, без которых наличие его в биотопе немыслимо.

Перейдем теперь к значению паразитов как весьма важных вспомогательных индикаторов, дающих зоогеографам дополнительные сведения о распространении хозяев паразита. Это значение лучше всего иллюстрируется рядом примеров, взятых из опыта советской науки.

Так, при работах по паразитам птиц на Талыше оказалось, что паразитофауна скворцов, слетающихся туда на зимовку из Европейской России, с одной стороны, и из Сибири, с другой, позволяет отличить эти две категории птиц одну от другой. Частота встречаемости и густота заражения нерестующей в реках беломорской семги морскими паразитами легко позволяет различить рыб озимой расы от особей расы яровой. Далее, у беломорской семги никогда не встречаются личинки акульих цестод, которые у мурманской семги попадаются в полости тела. А это приводит к интересному зоогеографическому выводу о том, что беломорская семга в период нагула не выходит за пределы Белого моря в Баренцово.

Правда, находка меченых беломорских семг в Баренцовом море говорит против этого, но, быть может, за пределы Белого моря уходит далеко не вся семга, или она пребывает вне его вод слишком мало времени, для того чтобы успеть заразиться. В пользу этого говорят, нам думается, и некоторые морфологические отличия беломорской семги, которые заставили Л. С. Берга выделить ее в особую разность S. salar brevipes. Аналогичные данные позволяют в Ладожском озере легко отличать морского лосося (Salmo salar), приходящего из Балтики, от озерной реликтовой морфы, которая вовсе не содержит в себе морских паразитов.

Паразитологический индикатор является настолько тонким, что по обилию личинок нематод Contracoecum можно отличить партию трески, пойманной в Рижском заливе, от другой партии, добытой у Либавы.

Еще более отлична паразитофауна угрей из Финского залива и угрей из южной Балтики: последние содержат целый набор морских сосальщиков, которые совсем отсутствуют у угрей Финского залива. Мало того, в южной Балтике паразитофауна самок угрей, нагуливающихся в озерах, отличается от паразитофауны самцов, потому что последние все время держатся в солоноватоводных приустьевых пространствах, не входя в реки.

Подобных примеров географического свойства, но из области экологической паразитологии, можно бы дать сколько угодно.

Не меньшее количество интересных данных из паразитологии мы найдем и для исторической зоогеографии. Одни из этих данных важны главным образом для паразитолога, так как рисуют историческое прошлое самих паразитов. Другие дают существенные свидетельства, говорящие о распространении хозяев паразитов в предыдущие эпохи. Обычно то и другое между собою связано.

Эволюция различных групп паразитов и связь ее с эволюцией хозяев в настоящее время стала предметом длинного ряда работ, в том числе и многих ценных работ наших соотечественников (Рубцов, Асс, Пигулевский, Скрябин, Догель и др.). Выработана в этом отношении даже известная методика работы и намечены некоторые закономерности. Такова, например, достигнутая в настоящее время уверенность в том, что темп филогенетической дивергенции паразитов является обычно более медленным, чем темп дивергенции их хозяев. Эта закономерность заключается, грубо говоря, в следующем. Если мы изучаем развитие определенной группы паразитов, свойственной определенной группе хозяев, то при прогрессирующей дивергенции хозяев (допустим из одного первоначального вида до степени нескольких видов) соответствующий этому дивергировавшему виду хозяина вид паразита либо остается еще неизменным, либо дивергирует лишь на две расы; когда хозяева дифференцируются в несколько родов, исходный вид паразита расщепится лишь на несколько видов и т. д. Так, например, удалось (Догель, 1946) выяснить, что за тот длительный период, за который отдаленные предки жвачных успели, эволюируя, дифференцироваться на несколько подотрядов (или надсемейств), образовав обширный отряд, развивавшаяся параллельно с ними в их желудке монофилетическая группа инфузорий успела дифференцироваться лишь на несколько родов, образовавших одно семейство — Ophryoscolecidae.

Аналогичным образом, в согласовании с эволюцией хозяев, в настоящее время прослежен ход развития некоторых семейств нематод (Скрябин), некоторых групп оводов (Рубцов, 1940), вшей ластоногих (Асс, 1935, 1939) и некоторых других.

Однако, кроме описанного правила «замедления темпа эволюции паразитов по сравнению с таковым хозяев», в некоторых случаях наблюдается процесс иного и, до известной степени, противоположного характера. А именно, отставая от хозяев в смысле достижения таких же высоких таксономических ступеней, паразиты, иногда в пределах даже одного и того же вида хозяина, обнаруживают настоящую вспышку образования новых видов или подчиненных виду единиц низшего порядка. Этот процесс очень хорошо иллюстрируют те же инфузории Ophryoscolecidae и их хозяева — парнокопытные. В настоящее время на инфузорий исследовано около 30 родов (и немногим больше видов) различных жвачных, относящихся к двум подотрядам (Tylopoda и Pecora) и к четырем семействам.

У этих 30 родов обнаружено около 200 видов и «форм» Ophryoscolecidae. При этом, например, у быка, т. е. у одного вида жвачных, констатировано не менее 15 видов разных специфичных для него Ophryoscolecidae (шесть видов рода Entodinium, четыре вида Anoplodinium, два вида Eudiplodinium, три вида Ostracodinium и по одному виду Epidinium и Ophryoscolex). Такие группы видов Ophryoscolecidae наблюдаются и у ряда других жвачных. Таким образом, в группе исследованных жвачных Ophryoscolecidae дали на 30 родов хозяев девять родов и около 200 видов и «форм». Получается поразительная медленность дифференцировки крупных систематических единиц и пышное развитие видов паразитов. Аналогичную картину дают замечательные жгутиконосцы кишечных термитов — Polymastigina и Hypermastigina.

Рассмотренные нами данные безусловно содействуют пониманию современного зоогеографического ареала паразитов. Однако для зоогеографов паразиты представляют еще больший интерес как исторические показатели распространения своих хозяев, и соответственных примеров наша литература успела накопить уже немало.

Так, возьмем прежде всего наиболее простые случаи. У ряда позвоночных наличие известных паразитов говорит о том, что хозяева в прошлом обладали иным ареалом или жили в иной экологической обстановке, чем ныне.

Нахождение в почках каспийских бычков типичного морского споровика Ceratomyxa caspia говорит о связях Каспия в прошлом с более солеными бассейнами и о возникновении бычков Каспия в водоеме с режимом солености по меньшей мере Черного моря.

Своеобразный представитель амурской ихтиофауны — китайский окунь выдает свое морское происхождение наличием двух паразитов: нематода Contracoecum sinipercae в кишечнике и миксоспоридия Henneguya chua-tsi в мочевом пузыре. У чисто пресноводных рыб Contracoecum может встречаться только в личиночном возрасте, и притом в полости тела, а Henneguya в пресных водах представлена лишь видами, которые живут в тканях хозяина, но не в мочевом или желчном пузыре.

С другой стороны, любопытная амурская карповая рыба Leuciscus brandti почти целиком перешла к жизни в море, покинув реки, и увлекла с собой целую серию пресноводных паразитов, приспособившихся к новым условиям существования (Dactylogyrus, Myxobolus, Tracheliastes).

Иногда не менее показательным является отсутствие некоторых паразитов, а не их наличие. У акуловых рыб Черного моря совершенно отсутствуют сосальщики и очень характерная миксоспоридия желчного пузыря, Chloromyxum leydigi, которая в Средиземном море дает 100% заражение тех же хозяев. Очевидно, акуловые Черного моря проникли туда из Средиземного и при этом утратили не приспособившихся к новому гидрологическому режиму паразитов.

Очень интересную картину показывает кокцидия Eimeria sardinae из семенников сельдевых. Сельдевые во всех морях с настоящим морским режимом дают массовое заражение Eimeria. На Каспии же сельдевые лишены этого паразита. Черное море ведет себя в этом отношении весьма любопытно. У Caspialosa и Clupeonella (т. е. понто-каспийских эндемиков) кокцидии в Керчи тоже отсутствуют, но у хамсы (Engraulis) самцы показывают частое заражение кокцидиями. Этим показывается, что Eimeria или отсутствовали, или вымерли у сельдевых древнего Понто-Арало-Каспия до его окончательного соединения со Средиземным морем. Когда это соединение установилось, в Черное море проникла и проникает из Средиземного — хамса, которая и импортировала с собою Eimeria, но последняя еще не успела перейти на Caspialosa и Clupeonella, исконных обитателей Понто-Арало-Каспия. Интересно, что ихтиологи также смотрят на хамсу Черного моря как на более позднего иммигранта.

Иногда при помощи паразитов удается распутать еще более сложные вопросы зоогеографии. Так, на Балхаше имеется узкий эндемик, особый вид окуня (Perca schrenki), щука же там отсутствует. Однако у Балхашского окуня в желудке найден типичный щучий сосальщик, Azygia lucii, которым обыкновенный окунь заражается лишь случайно. Очевидно, что балхашский окунь содержит Azygia лишь потому, что в прошлом заразился им от щуки. Следовательно, можно ожидать в котловине Балхаша находок остатков щуки. Это первый вывод. Далее, среди водоемов, ближайших к Балхашу, Azygia в Арале и Каспии (т. е. в западном направлении) у щук и окуней не встречается. Напротив того, на восток, в ближайшем к Балхашу крупном водоеме — Зайсане щуки сильно заражены Azygia. Отсюда второй вывод: щука, передавшая балхашскому окуню Azygia, имела восточное, а не западное происхождение. И отсюда, наконец, вытекает третий, наиболее важный вывод, что, в связи с предыдущим, и для всей скудной ихтиофауны Балхаша следует предполагать восточное происхождение, каковой точки зрения придерживается такой крупный авторитет, как Л. С. Берг, ведущий эту фауну из Монголии.

Крайне неожиданные результаты дало изучение инфузорий из желудка сайги, относящихся к сем. Ophryoscolecidae. Наряду с несколькими видами, общими для сайги и домашних жвачных, которыми сайга могла заразиться от овцы или коровы, в желудке сайги найдены два

вида, до сих пор наблюдавшиеся только у северного оленя. Этот неожиданный факт может быть объяснен лишь минувшей общностью ареала обоих теперешних хозяев, при которой была возможна передача инвазии от одного другому. Это предположение оказалось правильным, ибо перед вторым оледенением северный олень и сайга действительно встречались совместно в степях Казахстана и их стада, по выражению Мензбира, паслись бок-о-бок. Здесь мы видим, как паразитологические данные поддерживаются палеозоогеографическими и обратно.

На основании паразитологических данных Шидат делает попытку установить первоначальный центр распространения белого аиста, а Рубцов рисует картину доисторических миграций верблюдов и некоторых других копытных.

Наконец, хочется упомянуть еще два свежих примера полезного симбиоза паразитологии с исторической зоогеографией. Дело идет о путях распространения в прошлом дикобразов (Дубинин) и черепах рода Testudo (Дубинина).

Центром развития дикобразов считается Северная Африка, где на них паразитирует специфичный вид блох — Paridontis riggenbachi, который сохраняется и у дикобразов, проникших на север, в Европу. Еще в олигоцене дикобразы, повидимому, проникли в Индо-Малайю и позднее изменились там в особый подрод Acanthion.

При решении вопроса о происхождении наших среднеазиатских дикобразов возникает сомнение относительно того, связаны ли они непосредственно с африканскими Hystrix или же проникли к нам из Индии. Рассматривая блох дикобразов из разных ареалов, можно видеть, что у индийских дикобразов выработался особый вид Pariodontis P. subjugis, тогда как у среднеазиатского Hystrix leucura найден тот же вид блох P. riggenbachi, что и на африканских дикобразах.

Отсюда напрашивается вывод, что закавказские и среднеазиатские Hystrix должны были произойти непосредственно из Африки, и притом в более рецентное время, чем индийские, ибо у последних их паразит успел видоизмениться в новый вид, тогда как у среднеазиатских он еще не изменил своих видовых признаков.

Очень интересные данные получены на паразитологической почве относительно происхождения среднеазиатской Testudo horsfieldi. Черепахи рода Testudo имеют широкое распространение, встречаясь в Африке (предполагаемый географический центр), Европе (T. graeca и T. ibera), Индии, Южной Америке и Средней Азии. Возникает (как и в предыдущем примере) вопрос о том, откуда проникла в Туркестан T. horsfieldi,— через Малую Азию из Африки или же из Индии? Кишечник черепах населен обыкновенно огромным множеством особей нематод из семейства остриц. Среди этих нематод единственный вид рода Atractis распространен у черепах повсюду, свидетельствуя об общности их происхожения, и только. Но, кроме того, для африканских Testudo необычайно характерен богатый видами род Tachygonetria. У индийских Testudo этот род вообще не встречается, будучи заменен некоторыми другими. Но зато у T. horsfieldi он, наоборот, богато представлен — 13 видов, причем большинство этих видов идентично африканским. Наиболее естественный, следующий отсюда вывод — это то, что происхождение T. horsfieldi можно связывать только с африканскими черепахами, а не с индийскими.

Число фактов аналогичного характера растет с каждым днем, причем нередко приходится прямо удивляться, насколько хорошо увязываются данные паразитологического анализа с фактами из области зоогеографии и палеонтологии.

Наконец, в последнее время в СССР делаются попытки применить паразитологические данные к зоогеографии в более широком масштабе для проверки правильности районирования зоогеографических областей, провинций и т. д., целых больших групп животных-хозяев.

Так, в работах Догеля и Догеля и Гвоздева делаются попытки вне-

сти некоторые коррективы в зоогеографическое районирование пресноводной ихтиофауны Союза, базирующиеся на оценке распространения паразитофауны рыб. При этом предлагается внесение некоторых конкретных изменений в общепринятую картину районирования ихтиофауны. С этими попытками можно спорить, но тем не менее они вносят новую струю в решение вопросов о распространении пресноводных рыб Союза.

Конечно, для возможности самого появления таких попыток нужно предварительное основательное знакомство со всей паразитофауной соответственной группы хозяев в пределах Союза. Такое знакомство по отношению к паразитам рыб осуществлено пятнадцатилетними исследованиями Догеля и его учеников. В настоящее время в таком же разрезе поставлен вопрос о всесоюзном исследовании паразитов амфибий и рептилий. Эти группы выбраны потому, что, при небольшом разнообразии данных позвоночных в пределах Союза и при малой наклонности их к далеким миграциям, исследование их обещает дать наиболее скорые и решающие зоогеографические результаты.

Кстати сказать, следует отметить, что в отношении работ подобного рода зарубежные страны (США и др.) очень сильно отстали. Так, например, всякая попытка проверить правильность зоогеографического районирования северо-американской ихтиофауны на основании ихтиопаразитологических данных была бы в настоящее время обречена на полную неудачу. Отсутствие широко задуманных и планомерно проводимых паразитологических исследований (несмотря на весьма многочисленные кадры паразитологов) привело в США к чрезвычайно неравномерному накоплению данных в разных районах страны. В то время как в более богатых научными учреждениями северо-восточных штатах США паразиты рыб изучены хорошо, паразитофауна рыб всего огромного бассейна Миссисипи известна уже несравненно слабее, а паразиты рыб всех рек, впадающих в море на тихоокеанском побережье Америки (от Калифорнии до Аляски), почти абсолютно не затронуты. Вследствие этого в настоящее время составить себе хоть какое-нибудь представление о зоогеографии ихтиопаразитов США является совершенно невозможным. Между тем сравнение зоогеографического распространения паразитов рыб Неарктики с таковым Палеарктики (которое теперь достаточно известно) могло бы привести к весьма важным общим выводам.

Цель настоящей статьи — пропагандировать интерес к паразитологическим данным среди зоологов других направлений — специалистов зоологии позвоночных, экологов и зоогеографов. С зоологами, ихтиологами, орнитологами паразитологи до известной степени нашли общий язык. Зоогеографы паразитологией еще не интересуются, а гидробиологи паразитологию даже до известной степени игнорируют. Между тем в области гидробиологии намечается много интересного в использовании паразитов некоторых беспозвоночных животных.

Я же, чем больше работаю как паразитолог, тем больше убеждаюсь в том, что между всеми названными дисциплинами необходимо истинное, тесное комплексирование работ, приводящее к общему их преуспеянию и к многократному повышению ценности получаемых результатов.

Литература

1. Асс М. Я., Правило Фурмана (филогенетические соотношения паразитов и хозяев), Тр. Лен. об-ва естеств., т. 67, вып. 4, 1939.— 2. Асс М. Я., Эктопаразиты байкальского тюленя, Тр. Байк. лимнолог. ст., т. 6, 1935.—3. Догель В., Филогения инфузорий желудка жвачных в свете палеонтологических и эколого-паразитологических данных, Зоологический журнал, т. 25, 1946.— 4. Рубцов И. А., Филогенетический параллелизм паразитов и хозяев и его значение в систематике и биогеографии, Успехи совр. биол., т. 13, 1940.— 5. Рубцов И. А., К эволюции желудоч-

ных сводов (Gastrophilidae) в связи с историей их хозяев, Зоологический журнал, т. 18, 1940.— 6. Совинский В. К., Введение в изучение фауны Понто-Каспийско-Аральского морского бассейна, Зап. Киевск. об-ва ест., т. 18, 1904.— 7. Harrison L., Mallophaga from Apteryx and their significance, Parasitology, vol. 7 (1).— 8. Ihering H., On the ancient relations between New Zealand and South America, Trans. and Proceed. New Zeal. Inst., vol. 24, 1891.— 9. Ihering H., Die Helminthen als Hilfsmittel der zoogeographischen Forschung, Zool. Anzeig., Bd. 26, 1902.— 10. Kellog V., Distribution and species-forming of ectoparasites, Amer. Natur., vol. 47.— 11. Metcalf M., Parasites and the aid they give in problems of taxonomy, geographical distribution and palaeogeography, Smithson. misc., coll., vol. 81 (8).— 12. Van Beneden P. I., Les commensaux et les parasites dans le règne animal., 1883.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXVI 1947 ВЫП. 6

ОБ УСПЕХАХ ГИДРОФИЗИОЛОГИИ В СССР ЗА 30 ЛЕТ

С. Н. СКАДОВСКИЙ

Кафедра гидробиологии Московского государственного университета

Развитие физиологического направления в гидробиологии тесно связано с успехами физической химии, особенно в течение первого десятилетия рассматриваемого периода. В этот период советской науке принадлежит приоритет в разработке ряда проблем. Проблема активной реакции среды и позднее проблема окислительно-восстановительного потенциала впервые стали разрабатываться советскими гидробиологами. За 30 лет в этом направлении достигнуты большие успехи.

Работами Звенигородской гидрофизиологической станции за первое десятилетие было установлено, что активная реакция среды в пресных водах подвержена значительным колебаниям и что водоемы сфагнового происхождения (так называемые дистрофные) характеризуются высокой активной кислотностью. Изменения активной реакции в водоемах находятся в тесной взаимосвязи с другими физико-химическими факторами среды, характеризуя физико-химический режим в целом и по отдельным биотопам. По физико-химическому режиму можно было разделить пресные воды на две группы. К первой, основной группе относятся водоемы с карбонатной системой с преобладанием солей кальция и магния. Изменение pH в этих водоемах определяется главным образом отношением свободной угольной кислоты к ионам бикарбонатов и карбонатов. Поверхностные слои воды в водоемах этой группы благодаря воздействию атмосферы имеют слабо щелочную реакцию pH 8,1—8,4; pH редко спускается ниже 6,3—6,5 (реакция максимальной забуференности). Вторую группу составляют водоемы с более значительной активной кислотностью (pH $<$ 5,0). В них карбонаты замещаются сульфатами, а ионы кальция и другие катионы солей ионами водорода. В этих водах растворимость свободной угольной кислоты падает, а содержание гуминовых веществ возрастает. Вода оказывает ядовитое действие на многие виды, широко распространенные в водоемах карбонатного типа. Из опытов следует, что для этих стеноионных организмов (многие ракообразные, коловратки, простейшие) pH 4,5—5,0 является пределом приспособляемости в кислотном интервале среды. Вместе с тем гидробиологические исследования болот, прудов и озер показали, что переход от одного физико-химического режима по pH к другому сопровождается большими изменениями в составе биоценозов. Однако встречается и немало видов, которые развиваются в водоемах и того и другого типа; они обнаруживают более или менее резкие различия по морфологической изменчивости (многие инфузории, рачки, коловратки и водоросли). В некоторых случаях можно было убедиться, что есть формы, приспособившиеся к высокой активной кислотности, но не отличающиеся по своим морфологическим показателям от типичной формы, населяющей водоемы нейтрального щелочного типа (например, *Chydorus sphaericus*). Иными словами, эколого-физиологические различия у таких форм выражены резче, чем морфологические.

В ходе гидробиологических исследований по этой проблеме возник важный вопрос о прямом или косвенном действии pH среды на пресноводные организмы. Изменения pH по обе стороны от нейтрального пункта влияют на развитие разных видов водорослей по-разному; оптимум развития по шкале pH также значительно смещается. Однако бо́льшая или меньшая «ацидофилия» (или «алкалифилия») зависит не столько от прямого действия H- и OH-ионов, сколько от изменений условий обмена и ассимиляции, например от изменений активности ионов железа — одного из основных биогенных элементов. Структурные изменения Euglena gracilis при подщелочении среды также зависят не от прямого действия ионов водорода, а от изменений условий ассимиляции (Шредер). Позитивирование к свету пресноводных животных при понижении pH зависит не от прямого действия H-ионов, а от увеличения концентрации свободной угольной кислоты (Брюхатова) и т. д. Вообще говоря, даже незначительные изменения pH водной среды влияют на растворимость, диссоциацию и адсорбцию самых различных неорганических и органических веществ. В карбонатных водоемах косвенное влияние изменения активной среды на жизнедеятельность водных организмов преобладает над непосредственным воздействием H- и OH-ионов на биоколлоиды.

Успехи ионной физиологии оказали свое влияние на развитие гидрофизиологии и по другой линии — по линии изучения комбинированного действия ионов, антагонистического или синергетического. Наша страна изобилует водоемами с пониженной соленостью (Черное море, Каспий, Аральское и Азовское моря и др.). Таким образом, открываются широкие возможности для изучения этой проблемы как в естественной обстановке, так и путем экспериментирования с различными характерными видами. Работы Беклемишева, Медведевой, а позднее Беляева и Бирштейна указывают на то, что обеднение фауны некоторых солоноватоводных водоемов зависит, повидимому, от изменений в соотношениях катионов солей. Преобладание ионов магния над кальцием (Каспий) и особенно калия (Балхаш) лимитирует развитие многих видов. За последнее время этот вопрос приобретает более широкое практическое значение в связи с пуском промышленных сточных вод, содержащих хлориды различных металлов, в реки, например сточных вод Соликамского калийного комбината в реку Каму. По нашим наблюдениям виды, входящие в состав микробентоса песчаных грунтов реки, обладают различной чувствительностью к повышению содержания этих солей в воде. По этому признаку намечается несколько групп, в состав которых входят виды различных систематических категорий. Эти опыты также подтверждают отмеченную выше закономерность, а именно, что по степени токсичности ионы калия стоят на первом месте, ионы натрия — на последнем, ионы магния и кальция занимают промежуточное место.

В тесной связи с этой проблемой стоит проблема роли осмотического фактора. Вопрос об экологическом значении солености принадлежит к числу весьма давних проблем. У нас изучение этого вопроса получило свое самостоятельное и оригинальное направление. Достаточно указать на широко проведенные исследования Зенкевича, Бирштейна, Беляева и Карпевич по изучению резистентности беспозвоночных Черного, Азовского и Каспийского морей к перемене осмотических условий. Экспериментальные исследования показали, что большое число эвригалинных форм Черного и Азовского морей хорошо выносит изменения солености воды Каспия. Каспийские беспозвоночные по характеру осморегуляции в основном не отличаются, например, от азовских. Таким образом, в Черном и Азовском морях существует значительный запас видов, которые могут быть использованы для акклиматизации в Каспии. Интересны данные, выясняющие связь между особенностями осморе-

гуляции, с одной стороны, и систематическим положением и происхождением («реликтовостью») видов, с другой стороны (Бирштейн, Беляев). При изучении процессов осморегуляции, газового и солевого обмена каспийских моллюсков (кардид и дрейсен) обнаружилось значение ионного состава солевых компонентов: у форм, обитающих при самых низких соленостях (2—3‰), при осморегуляции, видимо, играет главную роль водный обмен, в меньшей степени солевой; у форм, живущих при более высокой солености (7—10‰), солевой обмен выступает на первый план (Карпевич).

Процесс формирования новых физиологических свойств, обеспечивающих приспособление к условиям солевого режима в целом, прослежен у Dreissena polymorpha Pall. северного Каспия. Обособившаяся недавно от этого вида новая форма — Dr. andrusovi хорошо выживает в солоноватой воде (4—8‰), хорошо адаптируется и к пресной воде, но в ней не живет, уступая место типично пресноводным формам дрейсен (Карпевич). Таким образом, удается проследить и в отношении солености образование экологических рас и подвидов не только по морфологическим, но и по физиологическим особенностям. Благодаря работам советских исследователей становится ясным, что проблема осморегуляции должна изучаться общая эколого-физиологическая проблема, охватывающая вопросы не только водно-солевого обмена крови и тканей, но и всего обмена в целом. Вместе с тем, в связи с вышеприведенными работами, проблема солоноватоводности, разрабатываемая в эколого-физиологическом разрезе, приобретает значительный интерес и с точки зрения изучения особенностей биологической продуктивности солоноватоводных бассейнов.

В течение второй половины истекшего периода эколого-физиологическая тематика в гидробиологии получила дальнейшее развитие. Так, в новом освещении встал вопрос о специфичности действия физико-химических факторов внешней среды на функции водных организмов и о качественных изменениях физиологического состояния организма в целом при увеличении или уменьшении внешнего фактора. Реакция пресноводных организмов на повышение активной кислотности (в некоторых случаях и активной щелочности) и на повышение солености протекает в две, вполне четко выраженные фазы. При малых отклонениях от обычных условий наблюдается усиление обмена (роста, размножения), при более значительных — торможение и нарушение физиологических процессов. При этом специфические черты фактора, его физическая природа, как бы отступают на задний план. Например, усиление обмена и роста годовиков карпа и карася под влиянием слабого подкисления среды (до pH 6,0—5,0) проявляется так же, как и при слабом осолонении (2—4‰). Даже максимальное усиление роста (в процентах к контролю) имеет почти одно и то же количественное выражение: повышение на 25—30%. Реакция протекает вполне гармонично, и нет пока данных, которые указывали бы на то, что «стимуляция» под влиянием pH физиологически существенно отличается от «стимуляции» под влиянием слабого осолонения среды.

Далее, советскими учеными выяснены важные особенности изменения дыхательного обмена и обмена в целом у водных животных в зависимости от внешних условий. Впервые получены данные относительно интенсивности поглощения кислорода разными видами пресноводного зоопланктона (Щербаков, Скадовский и др.). На основании изучения дыхания пресноводных копепод Щербаков показал применимость к низшим ракообразным закона поверхности Рубнера. Однако при сравнении дыхания хищных кладоцера (Leptodora) и фильтраторов (дафниды) выяснилась необходимость внести поправки на экологические особенности видов, принадлежащих к одной систематической группе.

При изучении дыхания некоторых пресноводных рыб Строгановым

было показано, что поглощение кислорода у пресноводных рыб в некотором температурном интервале может оставаться постоянным, независимым от изменения температуры. На положение этого интервала влияет температура, при которой рыбы были адаптированы ранее, так называемая температурная зона адаптации. Такое же уплощение кривой потребления кислорода в зависимости от температуры установлено недавно Граевским для некоторых пресноводных моллюсков.

Винбергом были выяснены интересные особенности дыхания такой важнейшей иловой формы, как личинки Chironomus plumosus. Винберг нашел, что интенсивность дыхания личинок в иле значительно ниже, чем в водной среде (в условиях лабораторного эксперимента). Оказалось, что нормальная жизнедеятельность личинок возможна только при условиях, пограничных между анаэробными и аэробными, когда во внутренней среде организма создаются условия «кислородного голодания». При полном отсутствии кислорода все же личинки не способны к активной жизни за счет анаэробного обмена — они испытывают пассивный анаэробиоз, характеризующийся ничтожной интенсивностью обмена. Эти факты коренным образом изменяют представления об экологии и физиологии иловых бентических животных, изложенные некоторое время тому назад Гарнишем (Германия).

Новые данные свидетельствуют о том, что повышение поглощения кислорода водными животными при изменении внешних условий следует оценивать не только с количественной стороны, как общее повышение обмена, но и с качественной. Так, усиление потребления кислорода карпами при незначительном повышении солености сопровождается ускорением роста и ассимиляции при постоянстве водно-солевого обмена. Но повышение потребления кислорода при значительно большем повышении солености происходит уже в иных условиях физиологического состояния, а именно сопровождается падением органического роста, оводнением и осолонением тканей, т. е. в условиях нарушения обмена в целом. Важен вывод о том, что дыхательный процесс у многих водных животных, как показывает опыт, зависит не только от внутренних условий, содержания кислорода в воде и температуры, но и от многих других физико-химических факторов (pH, $S^0/_{00}$ и т. д.). При повышении или понижении температуры за пределы индивидуальной приспособляемости происходят характерные изменения в соотношениях различных процессов обмена и связанных с ним физиологических функций: дыхательного коэффициента, отношения поглощенного кислорода к выделенному азоту, ритма дыхания к поглощению кислорода и т. д. (Строганов). Эти изменения указывают на нарушение нормального течения процессов обмена в целом и дыхательного обмена в особенности в сторону усиления анаэробной фазы дыхания.

Полстолетия назад одним из основателей экспериментальной биологии — Лебом были заложены основы учения о таксисах, о вынужденных ориентированных движениях, возникающих под влиянием света и различных других физико-химических факторов. Учение о таксисах получило свое развитие в процессе борьбы материалиста Леба с виталистами дришеского направления. Большой интерес, в особенности для гидробиологии, представляет проблема фототаксиса и особенно вопрос об изменении знака фототаксиса под влиянием внешних факторов в связи с проблемой вертикального распределения планктических организмов и их суточных вертикальных миграций.

Вопрос о причинах изменения знака фототаксиса у особей одного и того же вида не только в зависимости от освещения, но и от разных других условий, остался Лебом не разработанным. Между тем именно эти вопросы в дальнейшем явились предметом большого внимания со стороны биологов виталистов (Будденброк и др.), особенно возражавших против взглядов Леба о «вынужденности» движений фототаксиса

ксиса. Непостоянство реакций фототаксиса послужило для обоснования виталистической теории о том, что «фототаксис вызывается раздражением, приносящим вред животному, и что движение удаляет животное из сферы данного раздражения» (Будденброк).

Наши исследования по изучению фототаксиса водных животных с физиологических позиций показали полную несостоятельность этой теории. Перемена знака фототаксиса у различных пресноводных и солоноватоводных животных (ракообразные, рыбы) зависит от изменений окислительно-восстановительного обмена, и притом от изменений как внешних (температура, CO_2 и др.), так и внутренних (голодание, усиление ассимиляции). Относительное повышение окислительных процессов, независимо от интенсивности общего обмена, вызывает негативирование, противоположное изменение — позитивирование к свету. Ввиду существования в водоемах тесных и постоянных соотношений между градиентами различных физико-химических факторов, имеющих по вертикали различное направление (например, свет, температура, кислород, с одной стороны, CO_2 — с другой), фототаксические движения представляют собой реакции большого адаптивного значения, регулирующие обмен и энергетический баланс организма. Таким образом, проблема в целом получает новое эколого-физиологическое освещение и тем самым прочное материалистическое обоснование. Большая и интересная серия экспериментальных работ по сравнительному изучению фототаксиса и термотаксиса у водных животных опубликована в течение последнего десятилетия ленинградскими исследователями (Заболоцкий, Граевский). Эти исследования свидетельствуют о том, что термотаксический оптимум у разных видов находится в тесной связи с их экологией. В последней работе показано, что так называемый термопреферендум определяется оптимальным соотношением процессов обмена и, в особенности, окислительного обмена (Граевский): зона предпочитаемой водными беспозвоночными температуры соответствует зоне замедления интенсивности нарастания дыхательного обмена.

Вообще говоря, благодаря работам советских ученых имеется достаточно данных, позволяющих притти к общему выводу относительно особенного значения у водных животных приспособительных реакций, обеспечивающих в первую очередь потребности окислительного обмена. Это — основная эколого-физиологическая проблема, изучение которой имеет исключительное значение в связи с специфическими условиями дыхания животных в водной среде. Например, изменение поведения осетровых рыб в период созревания половых продуктов связано с изменением физиологического состояния, которое характеризуется прежде всего высоким уровнем окислительно-восстановительного обмена: в период нереста окислительно-восстановительный потенциал крови и гонад имеет наивысшее значение. Понижение редокси-потенциала гонады связано с полной дегенерацией икры, что имеет место обычно при содержании осетровых рыб в бассейнах. В 1941 г. нами на севрюгах было показано, что, поддерживая соответствующие эколого-физиологические условия, т. е. выдерживая рыб при пониженной температуре и вводя тиреоидин, можно предотвратить дегенерацию икры и обеспечить ее созревание в искусственных условиях. Результаты эколого-физиологических исследований осетровых рыб за ряд лет в настоящее время уже могут служить надежным обоснованием практических мероприятий по их культивированию в новых условиях.

Характерным для нашей науки является большое число экспериментальных работ, посвященных изучению экологии и физиологии хозяйственно ценных видов. Сюда относятся исследования ряда авторов — Трифоновой, Привольнева, Олифан, Морозовой, Строганова, Ивлева и др., посвященные изучению закономерностей развития яиц промысловых рыб при разных условиях внешней среды. Эти работы дали много цен-

ных указаний практического характера в связи с вопросами акклиматизации, обеспечения сырьевой базы промысловых объектов и т. д. Мы далеки от мысли исчерпать эту тему в краткой статье.

Я совершенно не касаюсь другой большой и также актуальной темы — проблемы трофологии, получившей у нас развитие благодаря работам Гаевской, Шорыгина, Карзинкина и ряда других авторов. Эта тема настолько значительна и настолько продвинулась в своем развитии, что заслуживает специального рассмотрения. Необходимо, однако несколько остановиться еще на одной проблеме, занимающей в гидробиологии по своей значимости особое место, именно на проблеме биологической продуктивности водоемов. Физиологическое и биохимическое направление в этой области, которое определилось и сделало большие успехи у нас в Союзе за последние 10—15 лет, является наиболее перспективным и прогрессивным и вместе с тем оригинальным и большим вкладом в мировую науку. Я имею в виду главным образом работы гидрофизиологов Францева, Гусевой, Винберга, Ивлева и микробиолога Кузнецова. Францевым и Гусевой выяснены с количественной стороны потребности различных водорослей пресноводного планктона в биогенных элементах и экологические условия их ассимиляции. Благодаря этому мы в настоящее время имеем четкую эколого-физиологическую характеристику ряда важнейших видов. На основании экспериментальных данных, указанными авторами разработана методика определения гидробиологической продуктивности водоема, позволяющая давать прогнозы массового развития водорослей — цветения водоема. Винбергом разработан физиологический метод определения биотического баланса водоема, позволяющий выражать продукцию планктона водоема в калориях. Метод основан на определении соотношения между процессами ассимиляции (накопление органического вещества растениями) и диссимиляции (разложение органического вещества в процессе дыхания бактерий и животных). Определение производится путем измерения баланса кислорода, его поглощения и выделения, в темных и светлых склянках, наполненных водой из водоема и установленных на определенный срок на разных глубинах. Метод испытан на многих десятках водоемов и дал весьма ценные результаты. В настоящее время он находит себе все более широкое применение в гидробиологии. Ценное направление создано также работами Ивлева, впервые применившего идеи Мейергофа, Гилла, Терруана и Таусона к изучению энергетического баланса у рыб и кормовых водных беспозвоночных. Для оценки степени использования пищи рыбами автором введен специальный показатель — «трофический коэффициент» (соответствующий «кормовому коэффициенту» рыбоводов), т. е. отношение количества поглощенной пищи к соответствующему приросту тела, выраженное в калориях на основании физиологического эксперимента. Коэффициент использования энергии (величина, обратная трофическому коэффициенту) оказался весьма близким у разных животных: у зеркального карпа 30—35%, у олигохет (Tubífex) 31,6%.

Идеи и методы изучения биологической продуктивности водоемов, предложенные Винбергом и Францевым, получили дальнейшее развитие в новой модификации благодаря работам Кузнецова (1945). Для характеристики режима биогенных элементов в водоеме Кузнецов предлагает производить определение: 1) биогенных элементов, необходимых для развития фитопланктона (при помощи методики Францева); 2) общего запаса биогенных элементов (на основании теории Мичерлиха), принимая условно за основу суммарную величину из комбинации N + P + K + Fe, которая по работам Успенского и Гусевой является оптимальной для большинства фитопланктеров (культура Scenedesmus); 3) количества биогенных элементов, которые могут быть использованы из общего запаса фитопланктоном (по методу Винбер-

га); 4) «фактора оптимальности», т. е. отношения прироста водорослей на естественной воде к развитию на бидестиллированной воде при наличии и в том и в другом растворе одинакового набора биогенных элементов (учет действия микроэлементов). На основании изучения ряда озер Кузнецов установил, что максимальное развитие фитопланктона имеет место в тех озерах (Нерское и Черное в Косине), где запас биогенных элементов меньше единицы и «фактор оптимальности» больше единицы, где, следовательно, имеются факторы, стимулирующие развитие (типа микроэлементов). Изучая обмен биогенных элементов в озере в течение суток, Кузнецов показал, что летом около половины усвояемого азота может участвовать в суточном круговороте (оз. Белое).

Динамика биогенных элементов в водоеме теснейшим образом связана с особенностями разложения и метаморфоза органических веществ. В этом процессе принимает участие весь биоценоз дна: растения, животные, микроорганизмы. Экспериментально было установлено, что биоценоз микробентоса ускоряет процессы разложения органических веществ — самоочищения реки (Ассман, Лаборатория гидробиологии МГУ). За последние годы нами разрабатывается методика экспериментирования с микробентосом реки, позволяющая изучать в лабораторной обстановке особенности развития различных форм биоценоза при разных условиях среды. Эта методика была с успехом использована для выяснения вопроса о допустимой нагрузке различных промышленных сточных вод при спуске в водоем, она является дополнением и дальнейшим развитием метода изучения действия сточных вод на биологию водоема. Метод основан на экспериментальном изучении изменений обмена и других физиологических функций водных организмов при воздействии на них различных ингредиентов сточных вод на разных стадиях индивидуального развития (Строганов, Пажитков). Новые принципы работы в этом направлении начинают за последнее время применяться для решения практических задач о допустимой нагрузке промышленных сточных вод при спуске в реку.

Опыты по разложению морских планктических организмов в лабораторных условиях (Скопинцев) дали возможность выяснить некоторые особенности регенерации фосфора и азота. Опыты по разложению пресноводного фитопланктона и макрофитов, поставленные в самом водоеме Мессиневой и Горбуновой, позволили выяснить роль микробиологических факторов в этом процессе, а также некоторые существенные черты химических изменений органических веществ в процессе диагенеза их в воде и в илах. Особенно крупным достижением является открытие в водоемах — в воде и в илах — ряда ферментов (протеаза, каталаза и др.), действующих независимо от физиологических процессов, и притом в весьма активной форме (Мессинева).

Работами наших гидробиологов освещен ряд вопросов в области изучения жизнедеятельности микроорганизмов иловых отложений в зависимости от физико-химических условий, в частности от окислительно-восстановительного потенциала (Кузнецов), от наличия усвояемых форм азота и т. д. Впервые получены данные о содержании ряда аминокислот в иловых отложениях (Шабарова), установлена высокая адсорбционная способность иловых отложений в отношении бактерий (Мессинева). Получены данные, указывающие на зависимость между минерализацией иловых отложений и разложением органических азотсодержащих соединений, с одной стороны, и режимом кальция в водоеме с другой (Скадовский): в известковых отложениях минерализация больше и процент содержания органического азота меньше, чем в озерах, бедных кальцием.

Из нашего краткого обзора можно убедиться, что эколого-физиологические и биохимические исследования охватили за истекший период

широкий круг вопросов. В результате выдвигается ряд новых проблем и дается новое освещение старым как в области теоретической, так и практической работы.

Основным препятствием для развития теоретической водной биоценологии является не только односторонность изучения ценозов, но и крайне слабая изученность экологии и физиологии ведущих форм — микро-, фито- и зооорганизмов в равной мере. Изучение аутэкологии ведущих форм водных биоценозов на физиологической основе будет иметь решающее значение для прогресса в этой области. В отличие от идеалистических воззрений Тинемана, мы считаем, что аутэкологическое изучение гидробионтов охватывает их отношения как к абиотической, так и к биотической среде. Оно должно основываться на изучении биоценоза как целого и быть частью этого изучения, а не наоборот, как это предлагает Тинеман. Тинеман отрывает аутэкологию от синэкологии, игнорируя тем самым основные закономерности органической эволюции в дарвинистическом понимании.

Далее, важнейшая проблема гидробиологии — проблема биологической продуктивности водоемов — есть прежде всего биологическая проблема водоема как целого, т. е. водоема как системы биоценозов. И в данном случае биологическая продукция, степень и качество ее, зависит от развития массовых форм продуцентов (растений) и консументов (бактерий и животных), следовательно от их эколого-физиологических особенностей, требующих специального изучения в первую очередь. В конце концов задача состоит не в том, чтобы изучить динамику продуцирования органического вещества вообще, а в том, чтобы повысить эту продукцию в качественном и количественном отношениях за счет определенных организмов, экологию и физиологию которых следует достаточно изучить, чтобы знать их требования к внешней среде.

Экспериментальное изучение действия факторов внешней среды на функции гидробионтов приводит к важным выводам о закономерностях комбинированного действия факторов на основные функции обмена. Из трех важных факторов, обеспечивающих процессы жизнедеятельности,— пищи, температуры и кислорода — два последних для пойкилотермных гидробионтов имеют иное экологическое значение, чем для аэробионтов, в особенности стенотермных организмов.

Повышение температуры в пределах нормы при обеспеченности пищей ускоряет рост и развитие, не нарушая слаженности пластического и энергетического обмена, повышение температуры при том же количестве пищи приводит к нарушению баланса обмена и к истощению, т. е. в этих условиях повышение температуры имеет качественно иное значение для организма. Выше было отмечено, что потребление кислорода у водных животных находится в более сложной зависимости от температуры, чем это предполагалось ранее. Однако все же с повышением температуры потребность в кислороде увеличивается, а в условиях водной среды это создает для организма возрастающие трудности, более или менее значительную кислородную недостаточность и асфиксию. Процесс дыхания у гидробионтов находится в еще более сложной зависимости от физико-химических свойств среды: незначительные изменения pH и $S^0/_{00}$ солености могут в одних комбинациях, при содержании кислорода в пределах нормы, вызвать асфиксию, а при других, при том же парциальном давлении кислорода, наоборот, ускорить дыхательный обмен.

Особые условия дыхательного обмена и окислительно-восстановительных процессов в целом могут возникнуть в силу внутренних причин, изменив коренным образом отношения организма и внешней среды, как это мы видим на примере осетровых рыб в период нереста. По мнению Вернадского, борьба за существование — это главным об-

разом борьба за газ, за кислород. По отношению к водным организмам этот вывод имеет особое значение. Действие внешних физико-химических факторов на рост и размножение особей данного вида необходимо изучать в тесной связи с изменениями обмена при тех же условиях. Поведение организма, его ориентированные движения по отношению к постоянным воздействиям градиентов среды (света, температуры, S⁰/₀₀ и т. д.) также приспособлены к потребностям обмена в первую очередь; физическая природа внешнего фактора часто имеет второстепенное значение (например, изменение знака фототаксиса под влиянием изменения других факторов среды при постоянстве освещения).

Эколого-физиологическое изучение водных организмов указывает далее на большое значение реакций на внешние воздействия, протекающих по типу адаптивных модификаций, причем реакция зависит от состояния обмена, от его изменений в том или ином направлении.

Именно по тому же пути следует итти при изучении цикломорфозов, а также явлений чередования полового и бесполого размножения зоопланктеров — проблем, давно уже пользующихся большим вниманием в гидробиологии. Эта работа должна вестись на основе теории Дарвина, исследований Северцова, Шмальгаузена и других советских эволюционистов-дарвинистов.

Эколого-физиологическое изучение водных организмов помогает, таким образом, понять сущность реакции организма как целого на внешние воздействия и целостность действия внешней среды, взаимосвязь внешних физико-химических факторов в их действии на организм. Вместе с тем более отчетливо выступает соподчиненность отношений между функциями организма в процессе индивидуальной приспособляемости организма как целого.

Рыбоводство, особенно прудовое хозяйство, по существу является экспериментальной наукой. Для применения новейших эколого-физиологических и биохимических методов исследования здесь открываются поистине исключительные возможности. К сожалению, в области прудового рыбоводства до сих пор еще господствуют западноевропейские традиции. Ни достижения советской гидробиологии, ни громадный опыт механизации сельского хозяйства не нашли еще своего применения в нашем рыбоводстве. Рационализация и интенсификация прудового хозяйства колхозов и совхозов всецело зависят от освоения новых методов изучения и управления биологической производительностью водоемов и более глубокого знания экономики сельского хозяйства в целом.

Можно с удовлетворением отметить, что в области санитарии водоемов и в области рационализации средств борьбы с загрязнениями последние достижения нашей науки привлекают к себе все больше внимания. Новые методы исследования становятся решающими при изучении таких важных вопросов, как, например, установление норм спуска в водоемы сточных вод различных промышленных предприятий (Институт ВОДГЕО).

Советская гидробиология как экологическая наука должна в дальнейшем развиваться на основе дарвинизма и современной физиологии в тесной связи с этими науками. Чем прочнее и глубже будет эта связь, тем быстрее обеспечен успех.

Еще важнее то обстоятельство, что работа в нашей области перестраивается на основах марксистской теории. Принципы диалектического материализма становятся руководством к действию в повседневной работе наших биологов. При таких условиях можно с уверенностью сказать, что советская гидробиология в самое ближайшее время займет командные высоты на фронте мировой науки.

Литература

1. Беклемишев В. Н. и Баскина В. П., Изв. Пермск. биол. н.-и. ин-та, т. VIII, вып. 9—10, 1933.— 2. Беляев Г. М. и Бирштейн Я. А., Зоологический журнал, т. XIX, вып. 4, 1940.—3. Беляев Г. М. и Бирштейн Я. А., Зоологический журнал, т. XXV, вып. 3, 1946.— 4. Брюхатова А. Л., Тр. Звенигор. гидрофиз. ст., 1928.—5. Брюхатова А. Л., Уч. зап. МГУ, вып. 9. 1937.—6. Брюхатова А. Л., Уч. зап. МГУ, вып. 33, 1939.—7. Базикалова А. Я., ДАН СССР, т. LIII, 4, 1946.—8. Винберг Г. Г., Зоологический журнал, т. XVII, вып. 5. 1938.— 9. Винберг Г. Г., Биотический потенциал вещества и энергии озер (дисс., рук.), 1947.—10. Граевский Э. Я. и Заболоцкий А. А., Уч. зап. ЛГУ, № 35, 1939.—11. Граевский Э. Я., Журн. общ. биологии, т. VII, № 6, 1946.—12. Гусева К. А., Микробиология, т. VII, вып. 3, 1938.—13. Гусева К. А., Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. VII, вып. 1, 1941.—14. Зенкевич Л. А. и Бирштейн Я. А., Зоологический журнал, т. XVI, вып. 3, 1938.—15. Зенкевич Л. А., Зоологический журнал, т. XVII, вып. 5, 1938.—16. Зернов С. А., Общая гидробиология, 1934.— 17. Иванова М. Т., Уч. зап. МГУ, вып. 33, 1939.—18. Ивлев В. С., Зоологический журнал, т. XVIII, вып. 2, 1939.—19. Ивлев В. С., Int. Rev. d. ges. Hydrob. u. Hydrogr., B. XXXVIII, 1938.—20. Карпевич А. Ф., ДАН СССР, т. LIV, № 1, 1946.—21. Карпевич А. Ф., Зоологический журнал, т. XXVI, вып. 4, 1947.—22. Калашников Г. Н., Уч. зап. МГУ, вып. 33, 1939.—23. Калашников Г. Н. и Скадовский С. Н., Зоологический журнал, т. XIX, вып. 4, 1940.—24. Коржуев И. А., Осморегуляция у водных животных. Успехи совр. биол., т. XI, вып. 3, 1938.—25. Кузнецов С. И., Микробиология, т. XIV, вып. 4, 1936.—26. Лебедев Н. В., Уч. зап. МГУ, вып. 33, 1939.—27. Мессинева М. А., Тр. Лаб. генезиса сапропеля (АН СССР, Ин-т горн. иск.), вып. 2, 1941.—28. Мессинева М. А., Бюлл. об-ва исп. природы, т. XLIX (5—6), 1940.—29. Морозова Т. Е., Уч. зап. МГУ, вып. 33, 1939.—30. Новикова Т. В., Уч. зап. МГУ, вып. 33, 1939.—31. Олифан В. И., Уч. зап. МГУ, вып. 9, 1937.—32. Олифан В. И., Зоологический журнал, т. XIX, вып. 1, 1940.—33. Олифан В. И., ДАН, т. XLVIII, 1, 1945; т. LVII, 1, 1947.—34. Привольнев Т. П., Уч. зап. ЛГУ, I, 1936.—35. Привольнев Т. П., ДАН СССР, т. XXIII, 6, 1936; т. XXIV, 1, 1940; т. XLVIII, 8, 1945.— 36. Рык А. Ф., Уч. зап. МГУ, вып. 33, 1939.—37. Рубинштейн Д. Л., Журн. экспер. биол. и мед., № 3, 1926.—38. Скадовский С. Н., Изменение реакции среды в культурах простейших, Уч. зап. Нар. ун-та им. Шанявского, Тр зоол. лаб. I, 1, 1915.—39. Скадовский С. Н., Активная реакция среды в пресных водоемах и ее биологическое значение, Тр. Звениг. гидрофиз. ст., 1928.—40. Скадовский С. Н., Зоологический журнал, т. XII, вып. 3, 1935.—41. Скадовский С. Н., Уч. зап. МГУ, вып. 8, 1936.—42. Скадовский С. Н., Зоологический журнал, т. XVI, вып. 1, 1937.—43. Скадовский С. Н., Уч. зап. МГУ, вып. 9, 1937.—44. Скадовский С. Н., Уч. зап. МГУ, вып. 33, 1939.—45. Скадовский С. Н., Биология и биохимия грунтов р. Москвы, р-на Рублево, Докл. на гидроб. конфер. МГУ, 1936.— 46. Скадовский С. Н., Режим кальция и органическое вещество озерных отложений, Докл. на гидроб. конфер. Зоол. ин-та АН СССР, Л., 1947.—47. Свиренко Е. Г., Уч. зап. МГУ, № 9, 1937.—48. Скопинцев Б. А. и др., ДАН СССР, т. XXVI, № 8, 1940.—49. Строганов Н. С., Уч. зап. МГУ, № 9. 1937.—50. Строганов Н. С., Физиол. журн. СССР, т. XXVI, вып. 1, 1939.—51. Строганов Н. С., Уч. зап. МГУ, вып. 33, 1939.—52. Строганов Н. С. и Пажитков А. Т., Действие сточных промышленных вод на водные организмы, Уч. зап. МГУ, вып. 60. 1941.—53. Синица Т. И., Тр. Лаб. генезиса сапропеля АН СССР, вып. 2, 1946.— 54. Синица Т. И., Уч. зап. МГУ, вып. 9, 1937.—55. Таусон А. О., Rev. d. ges. Hydrob. u. Hydrogr., B. XIII, H. 3/4, 1926.—56. Таусон А. О., Изв. н.-и. ин-та при Пермск. ун-те, т. II и т. III.—57. Трифонова А. Н., Уч. зап. ЛГУ, 1937; Биол. журн., VI, 2, 1937.— 58. Успенский Е. Е., Железо как фактор распределения водорослей, Тр. Бот. ин-та МГУ, 1935.—59. Францев А. В., Микробиология, т. I, 1932.—60. Шредер В. Н., Морфологическая изменчивость Euglena gracilis под влиянием некоторых физико-химических факторов, Тр. Звенигор. гидрофиз. ст., 1928.— 61. Щербаков А. П., Тр. Лимнол. ст. в Косине, вып. 19, 1935.—62. Яценко А. Т., Тр. Звенигор. гидрофиз. ст., 1928.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXVI 1947 ВЫП. 6

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ

Н. И. КАЛАБУХОВ
Кафедра экспериментальной экологии Харьковского государственного университета

1. Введение

Тридцатилетие Великой Октябрьской социалистической революции, последствия которой привели к бурному развитию всех отраслей науки в нашей стране, совпадает также с одной замечательной датой в истории биологии в России. Ровно сто лет назад, по окончании Московского университета, молодой зоолог Николай Алексеевич Северцов приступил к изучению «Периодических явлений в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии», как он позднее назвал эту замечательную работу. Это первое исследование по экологии животных в нашей стране могло бы служить отправной точкой для целого ряда работ в том же направлении и в частности могло бы повлечь за собой изучение динамики численности животных — вопроса, которому Н. А. Северцов в своей книге уделяет значительное внимание. Но этого не произошло. В течение семи с лишним десятилетий после выхода «Периодических явлений» — до того времени, когда окрепла и оформилась советская биология, этот замечательный почин русского ученого оставался блестящим, но единственным образцом того, как нужно изучать жизнь животных. Лишь советские зоологи подошли вплотную к разрешению вопросов экологии наземных позвоночных, затронутых в исследованиях Н. А. Северцова, и в особенности одного из них — проблемы динамики численности. Их достижения мы и попытаемся изложить в настоящей статье.

Освещение этой проблемы на материале по наземным позвоночным вызвано не простым желанием рассмотреть фактический материал по той же группе животных, которую изучал Н. А. Северцов, но главным образом экологической спецификой этих форм, резко отличающихся по целому ряду особенностей как от наземных беспозвоночных, так и от позвоночных животных, обитающих в водоемах, и в частности рыб. Основной из этих особенностей, крайне важной при анализе закономерностей динамики численности, является относительная малоподвижность этих животных. За исключением немногих кочующих видов млекопитающих и, разумеется, птиц, наземные позвоночные относительно привязаны к своим местообитаниям, что и позволяет изучать изменение их численности во времени, не осложненное явлениями миграции, как это имеет место у многих видов насекомых и особенно у водных животных и в том числе у рыб. Как это ни кажется парадоксальным, но и перелетные птицы, вследствие наличия у них «инстинкта дома», обычно гнездятся и зимуют на тех же самых местах (Промптов, 1941). Поэтому изменения их численности во времени также более легко подвергаются анализу, чем, например, колебания численности рыб.

Второй особенностью наземных позвоночных является их большое значение в жизни человека. Многие млекопитающие и птицы являются промысловыми и пушными видами, и среди них также имеется ряд форм, играющих важную роль в распространении инфекционных забо-

леваний среди людей и домашних животных. Велико значение грызунов в истреблении урожая зерновых и технических культур и растительности на пастбищах и сенокосах. Большую положительную роль играют многие птицы, летучие мыши, насекомоядные и хищные млекопитающие, пресмыкающиеся и земноводные в истреблении животных-вредителей, в том числе грызунов и насекомых. Естественно поэтому, что многочисленные работы советских исследователей были посвящены именно этим формам, столь важным в практическом отношении. В результате был собран обширный материал, позволивший подойти к пониманию закономерностей колебаний численности наземных позвоночных.

2. Сезонная динамика численности наземных позвоночных

Чтобы подойти к сложным закономерностям динамики численности наземных позвоночных во времени и пространстве, прежде всего необходимо рассмотреть данные, характеризующие наиболее простой тип колебаний численности, именно ее изменение по сезонам.

Для всех наземных позвоночных этот сезонный цикл колебаний численности выражен весьма ярко. Для пойкилотермных — земноводных и пресмыкающихся — и для некоторых видов млекопитающих эта сезонность выражена прежде всего в прекращении размножения в осенне-зимний период вследствие впадения их в спячку (Калабухов, 1946) (рис. 1). Такая же цикличность размножения наблюдается и у активных в течение всего года гомотермных животных — птиц и млекопитающих (рис. 2). У этих видов цикличность определяется в основном изменениями длительности светового дня по сезонам; не меньшую роль играют сезонные изменения в обилии и качестве пищи. Отсылая к работам, освещающим физиологический механизм влияния факторов внешней среды на сезонный цикл размножения позвоночных (Формозов, Наумов, Кирис, 1934; Иванова, 1937, Наумов, 1937, 1940, 1945; Поликарпова 1939; Светозаров и Штрайх, 1940; Стрельников, 1940; Мигулин, 1945), мы должны сделать один крайне важный вывод, а именно, что сезонные изменения условий температуры, освещения и влажности воздействуют на цикл колебания численности только влияя на процесс размножения. Подавляя деятельность половых желез в осенне-зимний период и стимулируя ее в весенне-летние месяцы, температура и свет почти не оказывают влияния на другую сторону регуляции численности, именно на смертность наземных позвоночных.

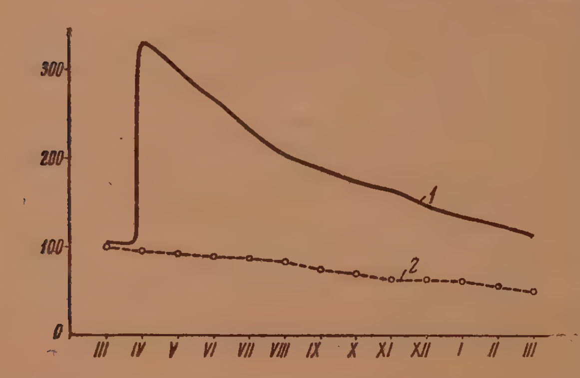


Рис. 1. Сезонные изменения численности малого суслика в процентах к числу пробудившихся от спячки (по Калабухову и Раевскому. 1936). *1*—вся популяция; *2*—половозрелые

Впадающие в зимнюю спячку позвоночные, обладающие рядом физиологических приспособлений, в своих убежищах (в норах, дуплах, на дне водоемов) обычно избегают гибели от охлаждения и, более того, тем лучше перезимовывают, чем более медленно (т. е. при более низкой температуре) идут у них процессы обмена в спячке (Калабухов,

1946). Гомотермные формы обладают рядом совершенных приспособлений физиологического и морфологического характера, позволяющих им избегать воздействия как высокой, так и низкой температуры (Слоним, 1937, 1938; Калабухов, 1935, 1940, 1941, 1946б). Поэтому смертность земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих в большинстве случаев связана с действием биотических факторов. Недостаток пищи, распространение эпизоотий и инвазий и нападение хищников — вот основные факторы гибели животных в природе. Разумеется, немалую роль в этой смертности играют промысел полезных видов, истребление вредных, а также многообразная хозяйственная деятельность человека, влияющая на запасы пищи и среду обитания животных.

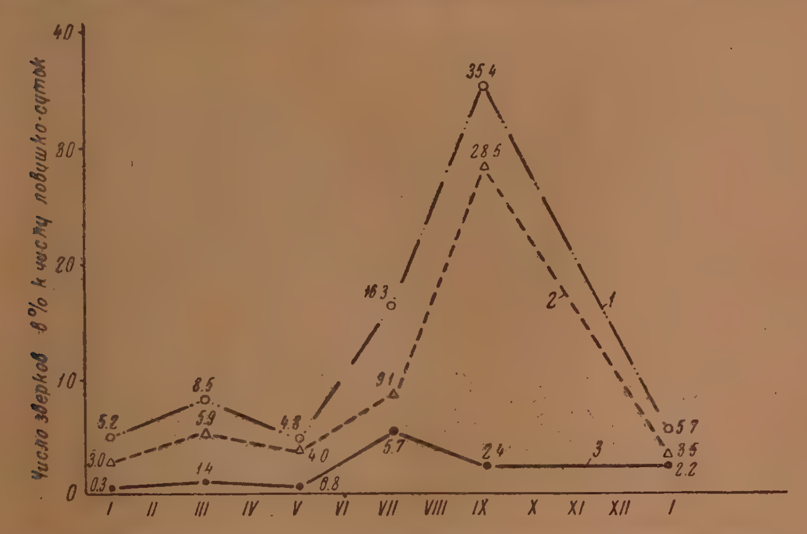


Рис. 2. Сезонные изменения численности мелких млекопитающих с января 1944 по январь 1945 г. в Нелидовском районе Великолукской обл. (по Калабухову и Шубладзе, 1946). *1*—все виды, *2*—Evotomys glareolus, *3*—Sorex

Чтобы иллюстрировать эту зависимость смертности наземных позвоночных при сезонных изменениях их численности почти исключительно от влияния биотических факторов, возьмем ряд примеров, касающихся видов, хорошо изученных в нашей стране. Первым из них является широко распространенная в лесной зоне нашей страны белка (Sciurus vulgaris L.). А. Н. Формозов (1935) описывает массовую смертность белок в районах, где наблюдался неурожай семян хвойных деревьев, причем у павших зверьков в желудке находились различные несъедобные предметы (смола, мхи, лишайники, кора деревьев), и указывает на распространение среди них эпизоотий. Хорошо известно, какую важную роль в смертности белок в Европейской части Союза играет лесная куница: по Григорьеву и Теплову (1939), в 16,4% исследованных желудков куницы в условиях Прикамья были найдены остатки белок. В Сибири соболь также весьма часто поедает этого грызуна. Калабухов, Фолитарек, Ченцова (1931) нашли белку в 15 из 98 исследованных желудков баргузинских соболей, а Раевский (1941) в четырех из 80 желудков североуральских соболей. Н. П. Наумов (1937), проследив в течение полутора лет (с 14.IV. 1934 по 5.XI.1935) ход размножения и смертности двух наиболее обычных в полях и степи мышевидных грызунов — обыкновенной полевки и степной пеструшки (Microtus arvalis Pall. и Lagurus lagurus Pall.), пришел к выводам, аналогичным тем, которые были получены для белок.

Если изменение интенсивности размножения по сезонам у обоих видов полевок определялось влиянием обилия кормов, изменением содержания в них влаги и, наконец, колебаниями температуры (Стрельников, 1940), то смертность их (за исключением эмбриональной) Наумов всецело объясняет биотическими факторами. Он указывает, что возможность выбирать «стации переживания» делает полевок практически неуязвимыми для неблагоприятного влияния климатических факторов, и относит смертность их в эти годы (1934 и 1935) невысокой численности, когда эпизоотий среди них, естественно, не развивалось, за счет деятельности наземных и пернатых хищников.

Для малого суслика (Citellus pygmaeus Pall.) автор этой статьи и В. В. Раевский (1936) показали также, что смертность от инфекционных заболеваний, нападения хищников и истребления человеком является фактором, снижающим численность этого грызуна. Позднее Мамонтов (1940) и Бируля (1941) обнаружили, что высокая плотность этого вида тесно связана или с отсутствием хищников, определяемым близостью поселений человека (выгоны вокруг населенных пунктов), или с особенностями структуры растительного покрова, позволяющего видеть издалека приближающихся врагов (полынная полупустыня).

Очень важно указать на то, что смертность птиц (исключая периоды перелета) также определяется в основном биотическими факторами или косвенным влиянием изменений климата именно через посредство биотических влияний.

А. Н. Формозов (1935, 1946) подчеркивает, что, кроме влияния снежного покрова на доступность кормов для различных видов растительноядных птиц, весьма велика роль этого фактора как убежища от холода и нападения врагов. Потеря резервов во время пребывания под снегом у куриных птиц, очевидно, значительно ниже, чем без этой тепловой изоляции, а поэтому гибель птиц в бесснежные зимы следует рассматривать именно как результат постепенного нарушения их энергетического баланса в период понижения температуры, а не как следствие прямого влияния низкой температуры, от влияния которой они хорошо защищены рядом физиологических и морфологических приспособлений.

Смертность птиц в летний период также зависит главным образом от деятельности их врагов — как хищников и паразитов, так и человека. С. А. Северцов (1941) считает, что весьма значительная «детская смертность» куриных птиц (составляющая, по его данным, до 60—80%) вызывается деятельностью хищников. Григорьев и Теплов (1939) указывают, что в пище лисиц, обыкновенного хорька и куницы птицы встречаются в 11,3—36, 4% случаев. Формозов (1935) считает, что большая смертность молодняка некоторых из куриных птиц также связана с развитием среди них эпизоотий и в частности кокцидиоза.

В большей степени зависит от климатических факторов смертность пойкилотермных позвоночных и в частности амфибий. Во время зимовки значительное число лягушек погибает при резком понижении температуры, так как они не всегда проводят спячку в достаточно защищенных от холода убежищах (Банников, 1940). Но этот же наблюдатель подчеркивает, что весьма часто смертность лягушек во время спячки чрезвычайно велика именно вследствие поедания их выдрами и норками. Лавров (1935) наблюдал также поедание лягушек на зимовках хорьками. Гибель земноводных в активный период их жизни почти всецело связана с нападением различных врагов. Встречаемость земноводных в экскрементах барсука составляет до 11,7% (Жарков и Теплов, 1932), хорька — до 21,1% и норки — до 27,7% (Григорьев, Теплов и Тихвинский, 1931), в желудках сарыча, кобчика и сыча — от 4 до 5,4% (Жарков и Теплов, 1932) и сов (в тех условиях, где число амфибий

значительно) — до 13% (Пидопличка, 1932). Наконец, головастиков и молодых наземных амфибий поедают озерные лягушки (Красавцев, 1939). Смертность от хищников пресмыкающихся не менее значительна. Встречаемость их в экскрементах, погадках и желудках различных животных такова: для ежей — 8% (Калабухов, 1928), для хорьков — 3,8% (Григорьев, Теплов и Тихвинский, 1931), для сарыча — 13,4%, болотного луня — 8,1% (Жарков и Теплов, 1932), сыча — до 14—71% (Западный Казахстан — Дунаева и Кучерук, 1938), чаек-хохотуний — до 33% (побережье Сиваша — Иваненко, 1936) [1].

Таким образом, если учесть, что смертность земноводных во время зимовок (Банников, 1940) составляет около 20% и значительная ее часть также связана с деятельностью хищников (см. выше), а для пресмыкающихся смертность в период спячки еще меньше (Калабухов, 1936; Сергеев, 1939б), следует заключить, что и для пойкилотермных позвоночных основной причиной гибели являются биотические факторы. Итак недостаток корма, распространение эпизоотий и инвазий и деятельность хищников являются теми факторами сопротивления среды,

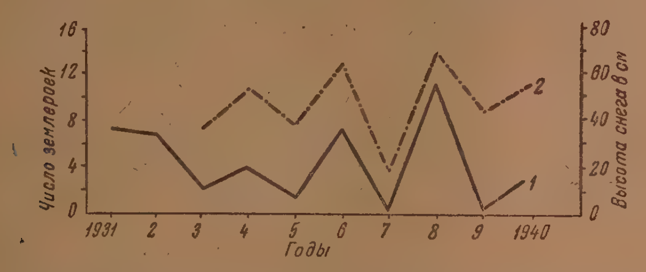


Рис. 3. Колебания численности землероек (Sorex) в лесах Шарьинского района Костромской обл. (по Формозову, 1946). *1* — число землероек на 100 ловушко-суток, *2* — высота снега максимальная за зиму

которые препятствуют доживанию наземных позвоночных до предельного возраста. На значение этого соотношения между интенсивностью размножения и смертностью для колебаний численности животных указывалось неоднократно и ранее (Северцов, 1930, 1934, 1941; Виноградов, 1934; Свириденко, 1934; Формозов, 1935, 1946; Калабухов, 1935, 1937а,б; Наумов, 1936, 1940, 1941, 1945). Но в настоящей статье впервые отмечено различное значение климатических и биотических факторов в осуществлении этого соотношения.

3. Изменение численности наземных позвоночных в разные годы

Попытаемся рассмотреть данные о причинах колебаний численности наземных позвоночных в разные годы. К сожалению, длительных наблюдений в этом направлении в нашей стране велось немного и большинство этих наблюдений касалось видов, истребляемых человеком. Поэтому мы вынуждены остановиться здесь лишь на данных А. Н. Формозова (1946) по землеройкам и Н. П. Наумова (1936, 1937, 1939, 1941, 1945) для некоторых видов грызунов.

Материал, полученный А. Н. Формозовым по учету численности землероек в Шарьинском районе Горьковской области с 1931 по 1940 г., представляет большой интерес. Подчеркивая большое значение в

[1] Красавцев (1936) подсчитал, что в лесных районах (Горьковская и Ивановская области) из 103 встреченных прытких ящериц 13 (т. е. 12,6%) имели оторванные или регенерировавшие хвосты, т. е. подвергались нападению врагов.

колебаниях численности этих мелких зверьков такого мощного абиотического фактора, каким является снежный покров (рис. 3), автор предполагает, что эти колебания не могут быть объяснены просто тем, что при низком снеговом покрове землеройки гибнут от холода. По его мнению, «на землеройках сказывается не непосредственное действие низких температур, а какие-то изменения условий существования, вызываемые морозами при малоснежьи, вероятнее всего сильное промерзание почвы и лесной подстилки, затрудняющие зверькам добывание корма».

Н. П. Наумов (1936, 1937, 1939, 1941, 1945) изучал в течение пятилетия (1934—1938) на юге Украины динамику численности домовой мыши, обыкновенной и общественной полевок и степной пеструшки. В последней обобщающей работе он делает вывод, что такой важный климатический фактор, как осадки, влияет на степных грызунов исключительно через пищу (т. е. растительность). Здесь же он подтверждает высказанное нами (Калабухов, 1935) предположение, что ухудшение условий питания вызывает косвенно повышение смертности грызунов от хищников, повышая активность первых. Встречаемость трех видов изученных им грызунов в пробах из популяции, полученных путем раскопок и в погадках хищников, менялась совершенно закономерно (табл. 1).

Таблица 1

Доля в составе популяции мелких грызунов и встречаемость в погадках хищников в Бердянском районе (по Наумову, 1945)

Виды	Доля в составе популяции в %	Встречаемость в погадках в %	Соотношение: встречаемость / доля в составе популяции
Степная пеструшка	53,7	35,8	0,66
Обыкновенная полевка	10,2	6,7	0,65
Общественная полевка	0,5	1,7	3,4

Данные табл. 1 говорят, что в этом районе, где условия существования для общественной полевки неблагоприятны, что выражено, в в частности, и в их малой численности (0,5% от общего числа грызунов), их смертность от хищников была в пять раз выше, чем смертность степной пеструшки и обыкновенной полевки, находившихся в условиях близких к оптимуму.

Рассматривая роль факторов внешней среды в колебаниях численности лесных грызунов, Н. П. Наумов (1946) считает, что здесь «обращает внимание малое значение погоды как регулятора численности, что находит объяснение в относительно устойчивом и благоприятном микроклимате леса и обилии там надежных убежищ и укрытий». Здесь, наконец, он подчеркивает важную роль в этих условиях такого биотического фактора, как урожай кормов.

Основными причинами колебаний численности зайцев, на основе многолетних наблюдений, Д. И. Асписов (1936) и С. П. Наумов (1939) считают глистные инвазии, кокцидиоз, а также активность хищников (лисица, волк, рысь и филин) [2]. На то, что массовая гибель птиц в

[2] Мигулин (1937), в отличие от этих авторов, уделяет большое внимание роли климатических факторов в колебаниях численности зайцев. По его данным, на Украине зимние оттепели, ускоряющие наступление периода размножения, и весенние заморозки, гибельно влияющие на зайчат, имеют важное значение в периодических колебаниях численности русака.

определенные годы также весьма часто связана с эпизоотиями и инвазиями, неоднократно указывают Формозов (1935, 1937) и Северцов (1934, 1941). К сожалению, для изученных ими видов промысловых птиц, большинство из которых интенсивно преследуется человеком, четкие данные о роли различных внешних условий в регуляции численности получить, разумеется, нельзя. И все же, как мы отмечали выше, и зимняя смертность куриных птиц, по Формозову (1935, 1937, 1946), в большей степени связана с недостаточностью кормов, чем с прямым воздействием климатических условий.

Таким образом, и при анализе влияния внешних условий на колебания численности по годам можно убедиться в том, что такие мощные климатические факторы, как температура, свет, осадки, влажность, воздействуя на размножение наземных позвоночных как прямым, так и косвенным путем (см. выше), почти не играют роли в регуляции их смертности, если не считать косвенного влияния определяемой климатическими условиями зимней бескормицы (примеры для птиц и землероек — Формозов, 1935, 1937, 1946). Этот вывод далеко не случаен. Уже более десяти лет назад (Калабухов, 1935, 1936, 1937) мы подчеркивали крайнее совершенство экологических и физиологических приспособлений как гомотермных, так и впадающих в спячку позвоночных, позволяющих им избегать неблагоприятных воздествий погоды. В ряде последующих исследований (Калабухов, 1940, 1941, 1943, 1946) было показано, что эти приспособления делают даже мелких зверьков, какими являются мышевидные грызуны, суслики и мелкие виды хищников (хорьки, корсаки), мало зависимыми от влияния климатических факторов. Кашкаров и Курбатов (1929), Сергеев (1938), Рюмин (1940) и Черномордиков (1943) обнаружили, что пресмыкающиеся, благодаря особенностям их поведения, легко избегают неблагоприятного влияния высокой температуры и солнечной радиации. Сергеев (1943) и Динесман (1945) также показали крайнее разнообразие приспособлений пресмыкающихся и земноводных к изменениям условий влажности. То, что птицы, являясь наиболее совершенными гомотермными формами и обладая способностью быстро передвигаться на далекие расстояния, также практически не зависят от влияния климатических условий, является совершенно очевидным. Для них, кроме указанных выше ссылок на работы Формозова (1935, 1937, 1946), Северцова (1934, 1941), я могу сослаться на интересную работу Дементьева и Судиловской (1947), наблюдавших целый ряд северных и южных видов птиц в суровую зиму 1939/40г. в Московском зоопарке и подтверждающих относительную независимость этих форм от температуры даже в чрезвычайных условиях. Таким образом, является бесспорным, что колебания численности наземных позвоночных, очевидно в результате наличия у них разнообразных экологических и физиологических приспособлений, вышли из-под прямого контроля климатических условий и в основном зависят от воздействия биотических факторов.

4. Периодичность колебаний численности некоторых позвоночных

Одной из сторон явления колебаний численности наземных позвоночных, всегда привлекавших внимание биологов, является периодичность «массовых размножений». Вокруг этого вопроса до сих пор идут ожесточенные споры, быть может объясняемые тем, что его нельзя решать одинаково для всех животных. Первым высказал правильную точку зрения по этому поводу И. Г. Пидопличка (1930), подчеркнув, что для ряда видов грызунов (домовая и курганчиковая мыши и обыкновенная полевка) причиной колебаний численности является, очевидно, деятельность человека. Будучи всецело связаны с биотопами, созда-

ваемыми им в процессе хозяйственной деятельности (посевы, луга, огороды, поселения), они увеличиваются в числе тогда, когда при нарушении агротехнических норм в распоряжение грызунов поступает избыток корма и увеличивается степень их защиты от врагов. Мы подкрепили этот вывод Пидоплички своими наблюдениями, проведенными во время «массового размножения» мышевидных грызунов в 1932/33 г. (Калабухов, 1935; Калабухов и Раевский, 1933, 1935). Протекшие с тех пор годы подтвердили справедливость этого взгляда Пидоплички на новом материале и в частности на материале, полученном в дни Великой отечественной войны. Всюду, где период стабилизации линии фронта на длительный срок нарушал ход нормальной уборки урожая, возникали волны «массового размножения» полевок, домовых и полевых мышей. Достаточно указать на сроки и места «массовых размножений» в 1941—1944 гг., чтобы, вспомнив, где в эти годы проходила линия фронта, обнаружить полное совпадение. Юг и запад Московской, Тульская и западные районы Ростовской области — осень 1941 г.; Калининская, Орловская, Воронежская, Сталинградская — осень 1942 г.; Курская область и Краснодарский край — осень 1943 г.; Тарнопольская и Каменецподольская области — лето 1944 г. — вот сроки и районы «массового размножения» мышей и полевок в годы войны (Калабухов, 1944; Благосклонов, 1946; Олигер, 1946). О значении хозяйственной деятельности человека для колебаний численности этих «синантропных» видов грызунов говорят также данные Благосклонова (1946), показавшего, что там, где наблюдалась своевременная и быстрая уборка урожая и длительное оставление скирдов на полях не имело места, создавались условия, крайне неблагоприятные для полевок и мышей в зимний период, влекущие к их гибели.

Другой крайний тип колебаний численности животных наблюдается там, где всегда имеются благоприятствующие этому условия, — в мозаичном ландшафте полупустынь (Ралль, 1935, 1936, 1937) и в горных лесах (Калабухов, 1937; Жарков, 1938), где не только мелкие грызуны, но и другие позвоночные, всегда находя себе пищу и убежища от врагов, встречаются постоянно в значительном числе и колебания их численности носят лишь сезонный характер.

Но все же есть ряд биотопов, в которых, без сомнения, имеют место периодические колебания численности наземных позвоночных. Это тундры, лесная зона и степные и пустынные пространства, мало освоенные человеком. Здесь такая периодика колебаний численности наблюдается уже в течение многих десятилетий. Эта периодика настолько хорошо выражена, что Виноградов (1934) и Формозов (1937) пришли к выводу о наличии 10—11-летнего интервала в колебаниях численности мышевидных грызунов. Последний автор (Формозов, 1937) на основании этого вывода сумел предсказать «массовое размножение» 1941—1943 гг. Хотя, как указано выше, увеличению численности грызунов в эти годы способствовали условия военного времени, этот прогноз за несколько лет следует считать редким образцом научного предвидения в таком сложном и зависящем от многих факторов процессе, как колебания численности.

В промежутках между этими «большими волнами» наблюдаются колебания численности мышевидных грызунов с 3—5-летним интервалом (Виноградов, 1934; Свириденко, 1934; Формозов, 1935, 1937). С этими периодами увеличения численности грызунов тесно связаны периоды размножения питающихся ими наземных хищников — лисиц, песцов, ласок, горностаев, хорей, соболей, куниц (Формозов, 1935, 1937, 1946; Тихвинский, 1938; Раевский, 1945).

Для белки (Формозов, 1933, 1935, 1942; Формозов, Наумов, Кирис, 1934) также установлена довольно четкая периодика колебаний числен-

ности, связанная с годами урожая и неурожая семян хвойных деревьев и в особенности кедра (в Сибири). Эти периоды различны для разных зон, в зависимости от пород хвойных, служащих здесь пищей белке, и климатических условий, но крайне характерны. Под Москвой эти «урожаи» наблюдаются через два года на третий, в северных районах Горьковской области — через четыре на пятый, для Сибири раз в восемь-десять лет (Формозов, 1933, 1935) (рис. 4). Для растительноядных птиц, и в частности куриных, периодика колебаний численности также выражена весьма четко (Формозов, 1933, 1935, 1946; Северцов, 1934, 1941). Здесь играют роль и периодика урожая растений, служащих им пищей (семена хвойных — для кедровок, ягоды — для куриных), и условия зимовки (снежный покров), и, очевидно, обилие хищников и паразитов. Хищные птицы, как и плотоядные млекопитающие, в колебаниях численности следуют за служащими им пищей растительными видами (Формозов, 1935, 1937; Формозов и Бируля, 1932, 1937; Северцов, 1934, 1941; Тихвинский, 1938).

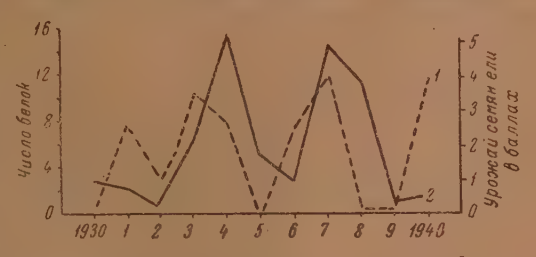


Рис. 4. Количество белок в лесах Шарьинского района Костромской обл. *1*—урожай семян ели в баллах, *2*—число белок на 10 км маршрута в октябре (по Формозову, 1942)

Этот бесспорный факт наличия периодических колебаний численности многих видов наземных позвоночных в определенных условиях мы подчеркиваем, как и ранее (Калабухов, 1935) потому, что многие, исходя из приведенных выше данных о причинах колебаний численности «синантропных» грызунов и полного отсутствия этой периодики в определенных условиях (мозаичная полупустыня, горные леса), склонны не обращать внимания на это замечательное явление. Его причины мы рассмотрим в дальнейшем, после того, как детально разберем некоторые географические особенности колебаний численности.

5. Географическая изменчивость динамики численности

Для понимания закономерностей колебания численности много сделали именно те из советских экологов, которые попытались сравнить особенности колебаний численности одного и того же вида в разных географических районах, а также сравнили особенности динамики популяции животных разных видов в различных ландшафтных зонах. Такого рода работ, к сожалению, немного, и они появились сравнительно недавно, но зато их выводы имеют важное, принципиальное значение.

Мы уже выше показали, что при географическом анализе динамики численности грызунов можно выделить три зоны: 1) ландшафты, связанные с агрикультурной деятельностью человека, 2) мозаичные ландшафты с обилием корма и убежищ и 3) прочие биотопы, где характер колебаний численности носит совершенно разный характер. В первой зоне он исключительно определяется деятельностью человека, во второй — вообще не имеет четкой периодики и в третьей — характеризуется ясно выраженной периодикой колебаний. Мы уже указали, что для белки (Формозов, 1933, 1935; Формозов, Наумов и Кирис, 1934) эта периодика различна в разных географических зонах. Для мышевидных грызунов (Формозов 1937; Наумов, 1935; Наумов и Фолитарек, 1945) существует не менее интересная зависимость.

Н. П. Наумов (1945) указывает, что для одного и того же вида характер колебаний численности не одинаков в оптимуме ареала и на

его периферии. В частности, в оптимуме ареала вид может заселить большее число биотопов, чем на периферии (табл. 2).

Таблица 2

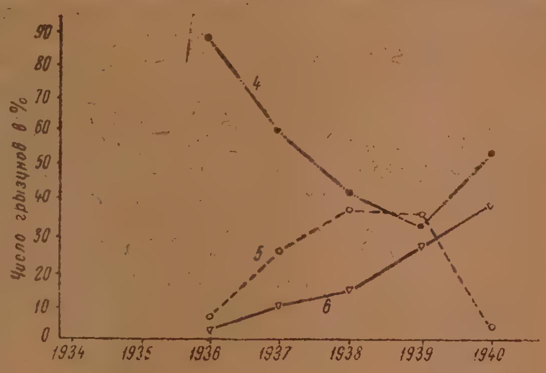
Число биотопов, занимаемых грызунами в разных зонах (по Наумову, 1945)

Зоны	Виды								
	Полевка экономка Microtus oeconomus	Полевка пашенная Microtus agrestis	Полевка рыжая Evotomys glareolus	Мышь желтогорлая Apodemus flavicollis	Мышь лесная A. sylvaticus	Полевка обыкновенная Microtus arvalis	Мышь полевая Apodemus agrarius	Хомячок серый Cricetulus migratorius	Пеструшка степная Lagurus lagurus
Тайга	10	10	7	—	—	8	—	—	—
Смешанные леса	12	9	9	4	11	11	13	—	—
Широколиственные леса	7	6	6	7	11	13	13	3	—
Лесостепь	4	2	3	4	14	17	13	4	5
Степь	—	—	—	—	12	14	9	13	12
Полупустыня и пустыня	—	—	—	—	9	7	—	12	10

Это ухудшение условий обитания отражается прежде всего на характере колебаний численности: в условиях оптимума (подобно условиям мозаичного ландшафта) размах колебаний минимален; наоборот, на периферии численность вида испытывает резкие колебания. Так как мы показали, что различия условий существования грызунов в оптимуме ареала и на периферии выражаются в разной степени напряженности их энергетического баланса (Калабухов, 1946), становится понятной и большая лабильность популяций, обитающих на периферии, к неблагоприятным условиям. Поэтому-то здесь и происходит более легко подавление их биотического потенциала, осуществление которого имеет место лишь при сравнительно редком сочетании внешних условий. По Наумову (1945), изменение численности лесных мышей в широколиственных лесах (зона оптимума для них) достигает 5—10-кратных размеров, в смешанных лесах под Москвой — 10—20-кратных и в степях юга Украины — 20—30-кратных, численность обыкновенной полевки в лесостепи колеблется в 40—50 раз, а в степи на юге Украины — в 100 и более раз. Сходную картину для зайца-беляка указывают Наумов и Лавров (1941): в Горьковской области колебания в 3—4 раза и в Московской области в 5—6 раз. Для белки колебания численности в Калининской, Омской и Челябинской областях меняются в 3—4 раза, в Горьковской области и Западной Сибири в 5—6 раз, в Московской, Ивановской, Вологодской, Архангельской и Ленинградской — в 3—10 раз, на Дальнем Востоке в 10—12 раз, в Татарии в 10—15 раз, а в Башкирии более чем в 100 раз (по Кирису, из Наумова, 1945). Наоборот, для обитателя открытых биотопов — зайца-русака — колебания численности менее выражены в степных районах юга нашей страны и носят более четкий характер на севере, в лесной полосе (Колосов и Бакеев, 1947).

Относительная устойчивость популяции в оптимальных условиях существования, естественно, также определяет характер колебания численности различных видов в сходных или одинаковых ландшафтных зонах. Так, для тундры периодика колебаний численности наземных позвоночных носит обычно характер кратковременных волн (3—4 года), причем из-за бедности видового состава эта периодика отражается почти на всех обитателях тундры. Грызуны и куропатки, песцы и пер-

натые хищники последовательно увеличиваются и уменьшаются в численности в течение этого сравнительно краткого периода (Наумов и Фолитарек, 1945). В тайге, где важную роль играет, как указано выше, периодика урожая семян хвойных деревьев и ягод, она носит разный характер в разных зонах, что влияет на колебания численности белки, мышевидных грызунов, куриных птиц и связанных с ними хищников. В смешанных лесах и лесостепи, где сочетается значительное число биотопов чисто лесных и открытых, подвергающихся влиянию человека (луга, поля), периодика колебаний численности еще более усложняется, будучи зависимой как от человека, так и от природных факторов. Здесь часто осуществляется явление «автоматического контроля» — развития эпизоотий среди животных при резком увеличении их численности; также значительную роль играют хищники. Наконец, в степи и полупустыне условия существования животных несколько сходны с таковыми в тундре, и размах колебаний поэтому бывает иногда выражен даже ярче, чем в условиях леса. Отсылая к детальному изложению этих закономерностей у Наумова и Фолитарека (1945), мы поставили своей задачей здесь только указать на основные особенности динамики численности животных в разных ландшафтных зонах.



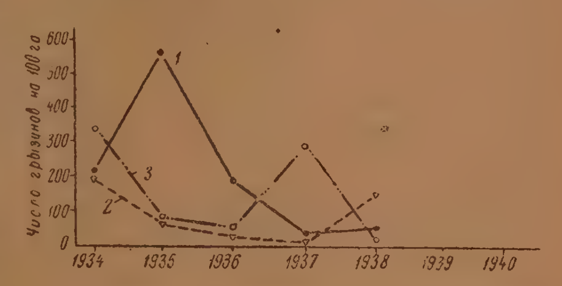


Рис. 5. Изменение соотношения численности полевых и лесных грызунов по Наумову (1945) и Попову (1945). *1* — Lagurus lagurus, *2* — Microtus arvalis, *3* — Mus musculus, *4* — Evotomys glareolus, *5* — Apodemus sylvaticus, *6* — A. flavicollis

Несомненно сходные зависимости имеют место и для пойкилотермных позвоночных, которые, к сожалению, мало изучены в этом отношении. Приводимые рядом авторов данные о разной поедаемости различными хищниками земноводных и пресмыкающихся в разных зонах (Пидопличка — для сов, 1930, 1932, 1937; Дунаева и Кучерук — для сыча, 1938) говорят об одной из сторон этой зависимости. Данные о разном характере активности земноводных на разных биотопах (Терентьев, 1938) и о их различной смертности в спячке в разных местах (Банников, 1940) также позволяют предполагать эту зависимость. Динесману (Калабухов, 1946) удалось показать бесспорное наличие географической изменчивости у земноводных ряда эколого-физиологических признаков, что также позволяет предполагать наличие у них различий в степени приспособленности к колебаниям внешних условий.

6. Несовпадение колебаний численности нескольких видов в одном и том же месте

Прежде чем перейти на основании изложенных данных к определенным выводам, надо остановиться на еще одной крайне важной за-

кономерности, не всегда подчеркиваемой другими авторами. Это — частое несовпадение колебаний численности разных видов в одном и том же месте. Впервые мы вместе с В. В. Раевским (1935) наблюдали такое несовпадение в сроках увеличения численности в Предкавказье общественной полевки (лето 1930 г.), степной пеструшки и домовой мыши (осень 1932 г.). Рис. 5, взятый из последних работ Н. П. Наумова (1945) и В. А. Попова (1945), ярко иллюстрирует эту закономерность, проявившуюся в течение пятилетнего периода наблюдений первого автора в Бердянском районе УССР и второго в Черемшанском районе Татарской АССР.

Еще более важно подчеркнуть, что в одном и том же районе изменение численности животных разных видов по сезонам также часто не совпадает. Наиболее ярко это выражено для зимоспящих и не впадающих в спячку грызунов. Ю. М. Ралль (1935, 1938) приводит такие данные для волжско-уральских песков. Но так как в этом районе все же численность мышевидных грызунов, размножающихся осенью, значительно выше, чем сусликов и тушканчиков, приносящих молодняк в начале лета, здесь эта закономерность выражена недостаточно ярко. Но в ряде районов, где плотность мышевидных зверьков и зимоспящих почти одинакова, плотность последних достигает максимума во время весенней депрессии численности мышевидных и, наоборот, к осени после залегания сусликов и тушканчиков в спячку возрастает количество мышевидных (Калабухов, 1947).

Хотя на эту картину иногда накладывает известный отпечаток передвижение животных с одного биотопа на другой (Варшавский, 1937), все же детальное изучение передвижений мелких млекопитающих в нашем Союзе показало, что они в большинстве случаев весьма привязаны к своим постоянным убежищам (Зверев, 1927; Калабухов, 1935; Калабухов и Раевский, 1935; Фенюк, 1936; Фенюк и Демяшов, 1936; Фенюк и Шейкина, 1938; Фенюк и Попова, 1940).

Поэтому такая «замена» одного вида другим в определенный отрезок сезонных изменений численности или в разные годы не может быть связана с перераспределением их в пространстве. В своих исследованиях Н. П. Наумов (1936, 1937, 1940, 1945) прямо показывает, что у разных видов грызунов, изучавшихся им на юге Украины в 1934—1938 гг., в разные годы была неодинаковой как плодовитость, так и смертность. То же отмечается и для лесных и желтогорлых мышей (Наумов, 1945) и лесных мышей и рыжих полевок (Калабухов и Шубладзе, 1946). С. А. Северцов (1941) подчеркивает, что в Гатчинском парке динамика численности белой куропатки (Lagopus albus) не была синхронной колебаниям в числе тетерева и рябчика. Как мы увидим в дальнейшем, эти факты несовпадения периодов увеличения численности разных видов имеют глубокое принципиальное значение, не меньшее, чем обратное явление синхронности «массовых размножений» некоторых видов, которое до сих пор так привлекало внимание исследователей.

7. Итоги исследований по динамике численности наземных позвоночных за рубежом

Переходя к обобщению достижений советских зоологов в области изучения динамики численности наземных позвоночных, мы обязаны сравнить результаты углубленных и многосторонних исследований с работами в той же области, выполненными зарубежными учеными. Несмотря на то, что вопросы динамики численности животных также сравнительно давно привлекли внимание иностранных биологов, их исследования оказались далеко не столь успешными. Мы остановимся на ряде наиболее важных работ по затронутой проблеме, Одна серия исследований была выполнена под руководством Элтона (Elton, 1924, 1925, 1927).

В ряде работ, опубликованных позднее (напр. Elton, Ford, Baker, 1931; Evans, 1942), были изложены крайне интересные данные по изучению колебаний численности грызунов в лесу близ Оксфорда с 1926 по 1939 г.; в то же время публиковались материалы по учету численности некоторых видов позвоночных (мышевидные грызуны, песцы, заяц-беляк, полярная сова) в арктической Америке. В 1942 г. вышла подводящая итоги этим исследованиям монография Элтона. Наконец, в годы войны работники созданного Элтоном и руководимого им Бюро животных популяций детально изучали динамику численности домовых грызунов — мышей и крыс (Venables and Leslie, 1942; Southern and Laurie, 1946). Из работ, появившихся за этот период в Канаде, заслуживает внимание сводка Мак-Люлича (Mc Lulich, 1937) о колебаниях численности зайца-беляка. В США была первой опубликована интересная работа Кенди и Болдуина (Kendeigh and Baldwin, 1937) о причинах колебаний численности воробьиных птиц. На площади в 15 акров эти авторы в течение 9 лет (1926—1934) изучали популяцию крапивников (Troglodytes aedon) и пришли к ряду важных выводов. Наконец, весьма ценными явились последние исследования Эррингтона (Errington, 1940, 1943, 1945 1946), изучавшего в течение 15 лет популяцию куриных птиц (в основном перепела — Colinus virginianus) и влияние хищников — филины и норки— на различных животных, служащих им пищей, и в частности на ондатру.

Перечислив эти наиболее важные исследования зарубежных ученых в области изучения динамики численности, попытаемся оценить их значение для поставленной нами задачи.

Работы Бюро животных популяций содержат много ценного материала, подтверждающего данные советских исследователей. Напомним данные о четкой периодике колебаний численности животных в Арктике, о связи между колебанием численности мышевидных грызунов и песцов, подробно изложенные в отдельных статьях и в подводящей итоги монографии Элтона (1942). В работе Ивенса (Evans, 1942) имеется указание на еще один крайне важный факт, а именно, что на участках с малой плотностью лесные грызуны (рыжие полевки) быстрее восстанавливают свою численность, чем на участках с большей плотностью. Поэтому изменение численности одного вида даже на одном месте идет не с одинаковой ритмикой на разных участках.

Общим дефектом этих исследований, отраженным весьма ярко в монографии Элтона (1942), является отсутствие каких-либо попыток дать теорию динамики численности. В свое время в рецензии на книгу Элтона я отметил этот недостаток (Калабухов, 1943). Автор, ознакомившись с моей рецензией, был согласен с этим выводом, хотя и объяснил, что теоретическую часть не пришлось написать ввиду начала войны, отвлекшей его на организацию практических исследований. Большим достоинством этой монографии является то, что в ней Элтон отказался от высказанного им в 1924 г. предположения о зависимости колебаний численности от периодики появления солнечных пятен. К этому же выводу в отношении зайца-беляка пришел и Мак-Люлич (1937).

Работа Болдуина и Кенди (1937) интересна в том отношении, что авторы, исследуя всех крапивников на площади, где велись наблюдения, могли установить, что все взрослые птицы гнездятся ежегодно в тех же местах; кроме того, они точно определили величину прироста и смертности популяции в разные годы. Подобно Формозову, авторы показали, что смертность от климатических факторов связана с их воздействием на энергетику организма птиц, а не с прямой гибелью от неблагоприятных условий. Наконец, Эррингтон в своей работе по перепелу (1945) пришел к весьма важному выводу, аналогичному заключению Ивенса (1942) для грызунов. Он показал, что прирост популяции перепела обратно пропорционален, а смертность прямо пропорциональна его плот-

ности. В трех сводках, посвященных влиянию хищников на наземных позвоночных, Эррингтон (1940, 1943, 1946) приходит к сходному выводу, что смертность животных от разных причин пропорциональна их плотности. При этом он считает, что весьма часто эта смертность определяется отнюдь не деятельностью хищников, а другими причинами, так как хищники обычно не могут заметно снизить численность популяции своих жертв из-за наличия у последних убежищ и различных приспособлений (поведение, окраска и т. д.). Таким образом, Эррингтон не только не обобщает полученные им данные, но заканчивает свои работы сомнениями в значении ряда факторов, которые, по исследованиям многих авторов, и в том числе советских, бесспорно регулируют динамику численности. Отнюдь не случайным, а логическим следствием возникших перед ним затруднений является его вывод об «отсутствии удовлетворительного объяснения» причин динамики численности и о наличии «космических влияний, меняющих поведение животных» (в разные годы) (Эррингтон, 1945). Этот своеобразный агностицизм не случаен. Последнюю сводку (1946) автор начинает с критики предположения Дарвина (1859) о влиянии кошек на урожай клевера через цепь: кошки — мыши — шмели — клевер. В своих статьях он неоднократно признает свое согласие со взглядами известного антидарвиниста Мак-Эти (Mc Atee) на неизбирательное поедание хищниками жертв. Так, иностранным ученым, зараженным духом антидарвинизма, хотя они бесспорно обладают интересными и ценными фактами, не только не удается дать современную теорию динамики численности популяций, но у них наблюдается тенденция отрицать объективное существование уже подмеченных закономерностей. Ошибочность их взглядов мы рассмотрим в следующей главе.

8. Биоценотические связи вида как основа динамики его популяции

Изложив достижения советских ученых в изучении динамики численности и отметив результаты исследований в этом направлении за рубежом, мы считаем возможным теперь обосновать обобщающее все эти данные заключение о закономерностях колебаний численности. Наступило время, когда необходимо пересмотреть самый подход к этой проблеме. Видимо, динамика численности одного вида зависит не только от влияния различных факторов внешней среды — климатических и биотических, которые обычно довольно тщательно изучались,— но и от косвенного влияния тех видов, которые часто кажутся нам индифферентными, а на самом деле оказывают существенное влияние на популяцию изучаемого вида. Это прежде всего виды, занимающие ту же или весьма близкую нишу, питающиеся той же пищей. Таковы, скажем, полевка обыкновенная и курганчиковая мышь (Пидопличка, 1930; Наумов, 1939), лесная и желтогорлая мыши (Свириденко, 1940, 1944), тетерев и рябчик (Северцов, 1941). У хищных видов сходный характер носит питание лисиц, сарычей и сов мышевидными грызунами (Барановская и Колосов, 1935; Жарков и Теплов, 1932; Григорьев и Теплов, 1939; Пидопличка, 1930) и мышевидными грызунами и сусликами степных хорьков и орлов (Свириденко, 1936; Формозов, 1934; Формозов и Бируля, 1937). Таким образом, в биоценозе в цепях питания различные виды как растительноядных позвоночных, так и нападающих на них хищников могут «подменять» один другой. Это вывод, как нам кажется, должен лежать в основе наших представлений о закономерностях динамики численности. Это положение делает более понятным многое из того, что вызывает недоумение исследователей и даже приводит некоторых из них (как, напр., Эррингтона) к отрицанию отдельных уже установленных закономерностей.

Исходя из вышеизложенного, следует ожидать, что все факторы, действующие на процесс размножения (климатические и пищевые),

будут довольно сходно, синхронно влиять на динамику численности таких близких по занимаемой ими нише видов. Так, например, урожай семян злаков, ягод, хвойных деревьев или благоприятные условия температуры увеличивают одновременно численность многих видов животных в лесу, на полях или в степи (Формозов, 1933, 1935, 1937, 1946; Наумов, 1936, 1937, 1939, 1940, 1941, 1946; Северцов, 1934, 1941). Если же изменяются факторы сопротивления среды, влияющие на смертность животных, увеличение или уменьшение их в числе может происходить далеко не с одинаковой периодикой. Начнем с недостатка пищи, которому неоднократно уделялось внимание, как одной из причин уменьшения численности животных в годы депрессии. Совершенно очевидно, что уменьшение запасов пищи после гибели наиболее лабильной части популяции животных (напр., обладающей меньшими жировыми резервами или меньшими запасами пищи в норах или дуплах) уже перестает действовать с такой интенсивностью на остающихся в живых. Предположим, что действие недостатка пищи вызывает гибель 50% популяции одного вида или нескольких видов, занимающих сходную нишу,— очевидно, что к этому периоду количество пищи на одно животное возрастет примерно в два раза. Тем самым эффективность этого фактора резко снижается.

Очевидно, что если популяция состоит из нескольких видов, питающихся одной пищей, но с известными отличиями образа жизни (напр., по способу ее добывания — Формозов, 1935, 1946), такое начальное действие недостатка пищи вызывает изменение в соотношении численности видов, так как один или несколько из них будут испытывать этот недостаток в большей степени, чем другие.

Неодинаково, как известно, при разной численности популяции влияние такого мощного фактора смертности, как эпизоотии. Развиваясь более легко при высоких плотностях (Калабухов, 1932, 1935, 1947; Северцов, 1934; Формозов, 1935; Наумов, 1946), они, служа своеобразным средством «автоматического контроля» плотности, обычно прекращаются при разрежении. При этом также судьба разных видов, сходных по образу жизни, но все же отличающихся по ряду эколого-физиологических особенностей (Калабухов, 1941, 1947), может быть различной; вымирание одних будет итти быстрее, чем других. И снова этот фактор смертности может привести к сдвигам в соотношении численности.

Это же имеет место при истреблении животных хищниками. Впервые мне и Раевскому (1933) удалось показать, что поедание хищниками грызунов в скирдах, весьма интенсивное пока их много, не может влиять на популяции с низкой численностью (рис. 6). Эта закономерность подтверждена целым рядом исследований, из которых можно указать на работы Формозова и Бирули (1934, 1937), Наумова (1937), Динесмана и Кучерука (1938), Дунаевой и Кучерука (1937) и Раевского (1941), говорящие о «вынужденном» переходе хищников с одного вида корма на другой при недостатке первого и обилии другого. Таким образом, и в этом случае фактор смертности действует лишь при определенной плотности животных, не влияя на них при низкой численности. Хищники переходят в таких случаях на питание другими видами так же, как растительноядные животные при недостатке определенных видов пищи могут переходить на другие (Формозов и Воронов, 1940).

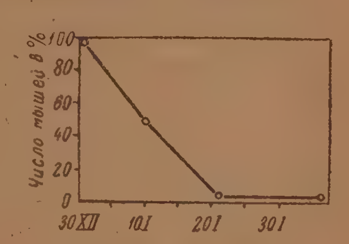


Рис. 6. Изменение числа мышей в скирдах зимой (по Калабухову и Раевскому, 1933)

Нужно учесть, что не всегда факторы, вызывающие смертность, перестают действовать при низкой плотности животных. Мы уже указывали

выше (табл. 1), что иногда низкая численность какого-либо вида уже является результатом неблагоприятных условий его существования и что фактор смертности может действовать на этот вид именно поэтому в большей степени, чем когда он живет в условиях оптимума. Так, повышается смертность общественной полевки и малого суслика от хищников на неподходящих для них биотопах (Наумов, 1946; Бируля, 1941). Обычно это явление повышения смертности при низких плотностях имеет место на границе ареала. Во всех же других случаях, как указано выше, факторы смертности действуют наиболее гибельно именно при больших плотностях животных и перестают влиять на них при достижении низкой численности.

В этом, очевидно, значение тех явлений чередования в сроках подъема численности разных видов животных на одной территории, в этом причина различия в периодике колебаний в ландшафтных зонах с разной емкостью пищевых ресурсов и с разной интенсивностью действия факторов смертности. Биоценоз в целом, в зависимости от условий климата, почвы, растительности и животных компонентов, обладает той или иной емкостью пищевых ресурсов и убежища, использование которых происходит не одним, а различными видами животных. При изучении экологии наземных позвоночных представление о биоценозе как о неделимом целом еще далеко не осознано исследователями. Это бесспорно вредит анализу явлений динамики численности. Так, Эррингтон (1940, 1943, 1945, 1946), сам же обратив внимание на «подмену» хищниками своей пищи разными видами при колебаниях численности последних (Errington and Stoddard, 1939), не учел этот факт при анализе своих данных. Его вывод о прямой зависимости между смертностью и плотностью перепела становится понятным в свете всего изложенного выше, так же, как и неосновательность его критики взгляда на роль хищников в регуляции численности позвоночных.

Итак, понятие «автоматического контроля» надо распространить с явления развития эпизоотий при высокой плотности на действие всех факторов, подавляющих биотический потенциал животных при их большой плотности: климатических, недостатка пищи, влияния хищников. При этом под плотностью часто надо понимать не только плотность данного вида, а и других видов, ведущих сходный образ жизни, так как они также влияют на количество пищи, на распространение эпизоотий и инвазий и, наконец, на деятельность хищников.

Недавно мы подчеркивали значение «полигостальности», т. е. «многохозяйности» (Павловский, 1946) для очаговости зоонозов. Этот вывод является лишь частным следствием изложенной выше концепции значения биоценотических связей в динамике численности животных.

Здесь мы не можем не отметить, что Н. П. Наумов (1936, 1937, 1939, 1940, 1945) называет не совсем удачно «стациями переживания» для грызунов биотопы, где их численность в периоды депрессии более высока, чем на окружающей территории, из-за высокой кормности и хорошей защищенности от хищников. Очевидно, что, например, в зимний период многие из этих «стаций переживания» все же становятся настоящими кладбищами для их обитателей, так как именно здесь скорее всего они начинают испытывать недостаток пищи, гибнут от эпизоотий и от нападения таких хищников, находящих в конце концов эти убежища, как хори, ласки, лисицы. Мы считаем, что, подобно данным Ивенса (1942), для лесных грызунов и в полях, и в степи следует ожидать восстановления популяции именно за счет животных, переживших неблагоприятный период в условиях крайне низкой плотности. Таковы, по данным Благосклонова (1946), условия зимовки полевых грызунов на межах; размножение их здесь происходит лишь весной, уже после того как окончился неблагоприятный период.

Совершенно очевидно, что динамика численности популяций хищ-

ников также подчинена сходным закономерностям, почему и имеет место отмеченная многими авторами, и в частности советскими зоологами, тесная связь колебаний их численности с плотностью видов, служащих им пищей (Формозов, 1935, 1946; Формозов и Бируля, 1934, 1937; Северцов, 1934, 1941).

Наши выводы могут показаться недостаточно обоснованными. Но весь изложенный выше материал, собранный советскими зоологами за истекшие три десятилетия, с очевидностью говорит о необходимости его анализа под этим углом зрения — анализа динамики биоценоза в целом.

Литература [3]

1. Андрушко А. М., Деятельность грызунов на сухих пастбищах Средней Азии, Л., 1939.—2. Асписов Д. И. и Попов В. А., Факторы, влияющие на колебания численности горностая, Тр. Об-ва естествоисп. при Каз. гос. ун-те, LVI, 3—4, 1940.—3. Банников А. Г., Экологические условия зимовки травяной лягушки (Rana temporaria) в Московской области. Сб. научн. студ. работ МГУ, XVI, 1940.— 4. Благосклонов К. Н., Особенности распространения мышевидных грызунов в западных областях Украины и Южной Польше, Зоологический журнал, XXV, 1, 1946.—5. Бируля Н. Б., О природе факторов, ограничивающих численность малого суслика в ковыльных степях, Зоологический журнал, XX, 1, 1941.—6. Бруевич В. С., Распределение и динамика живого вещества в Каспийском море, ДАН, нов. сер., XXV, 2, 1939.—7. Варшавский С. Н., Закономерности сезонных передвижений мышевидных грызунов, Зоологический журнал, XVI, 2, 1937.—8. Варшавский С. Н., Колебания плодовитости малого суслика (Citellus pygmaeus Pall.). Защита растений, 17, 1938.—9. Дементьев Г. П. и Судиловская А. М., Холодная зима 1939/1940 г. и птицы Московского зоопарка, Тр. Моск. зоопарка, т. IV (в печати), 1947.— 10. Дунаева Т. Н. и Кучерук В. В., Особенности питания домового сыча в связи с географическими и стационарными условиями и сезонами года, Зоологический журнал, XVII, 6, 1938.—11. Дунаева Т. Н. и Кучерук В. В., Материалы по экологии наземных позвоночных тундры Южного Ямала, Мат. к познан. флоры и фауны Моск. об-ва исп. прир., нов. сер., Зоол., IV (XIX), 1941.—12. Іваненко І. Д. Microtus socialis, як основний компонент ценоза Присивашського степу, Наук. зап. Херс. держ. педінст-та, I, 1940.—13. Кашкаров Д. Н., Основы экологии животных, Л., 1943.—14. Калабухов Н. И., Изменчивость и массовое размножение, Журн. общ. биол., II, 3, 1941.—15. Калабухов Н. И., Особенности суточного цикла активности и реакции на градиент температуры обыкновенного и степного хорьков, Зоологический журнал, XXII, 3, 1943а.—16. Калабухов Н. И., Проблема динамики популяций (рецензия на книгу Элтона), Успехи совр. биол., XVI, 4, 1943б.— 17. Калабухов Н. И., Сохранение энергетического баланса как основы процесса адаптации, Журн. общ. биол., VII, 6, 1946а.—18. Калабухов Н. И., Спячка животных, 2-е изд., М., 1946б.—19. Калабухов Н. И. и Шубладзе А. К., К проблеме очаговости весенне-летнего (клещевого) энцефалита, Мед. паразитол., XV, 2, 1946.—20. Колосов А. М. и Бакеев Н. Н., Биология зайца-русака, Мат. к позн. фауны и флоры СССР, Моск. об-во исп. прир., н. с., вып. 9, 1947.— 21. Красавцев Б. А., Биологические наблюдения над прыткой ящерицей (Lacerta agilis), Вопр. экол. и биоценол., 3, 1936.—22. Красавцев Б. А., Материалы по экологии остромордой лягушки (Rana terrestris), Вопр. экол. и биоценол., 4, 1939.—23. Лавров Н. П., К биологии обыкновенного хоря, Бюлл. Моск. об-ва исп. прир., Биол., XLIV, 7—8, 1935.—24. Мамонтов И. М., О причинах колебания численности малого суслика (Citellus pygmaeus) в пространстве, Экол. конфер. по масс. размнож. в Киеве, тезисы, ч. II, 1940 (1941).—25. Мигулин А. А. Деякі закономірності динаміки кількості зайця сірого (Lepus europaeus Pall.) в УРСР, Зб. Праць Зоол. муз. Ин-та зоол. АН УРСР, № 20, 1937.—26. Мигулин А. А., Массовое размножение серой полевки (Microtus arvalis Pall.) в лесной подзоне УССР в 1944 г., Зап. Харьк. с.-х. ин-та, IV, 1945.—27. Наумов Н. П., О сравнительной интенсивности размножения и гибели серой полевки и степной пеструшки, Зоологический журнал, XVI, 2, 1937.—28. Наумов Н. П., Экологические особенности степных мышей и полевок, Зоологический журнал, XVIII, 4, 1939.—29. Наумов Н. П., Экология курганчиковой мыши (Mus musculus hortulanus Nordman), Тр. Ин-та морф., III, 1, 1940.—30. Наумов Н. П., Географическая изменчивость динамики популяции и эволюция, Журн.

[3] Считая нецелесообразным прилагать весь список работ по освещаемой проблеме, опубликованных за 30 лет, мы отсылаем читателя к обзорам, опубликованным нами в 1937 г. («Основные закономерности динамики популяций млекопитающих и птиц», Успехи современной биологии, VII, 3) и А. Н. Формозовым в 1942 г. («Изучение колебаний численности промысловых животных в СССР за период 1917—1942 гг.», Зоологический журнал, XXI, 6). Поэтому здесь перечисляются работы, не вошедшие в эти списки или опубликованные позднее.

общ. биол., VI, 1, 1945.—31. Наумов Н. П. и Фолитарек С. С., Географические особенности динамики численности у мышевидных грызунов, Журн. обл. биол., VI, 5, 1945.— 32. Наумов С. П. Колебания численности у зайцев. Вопр. экол. и биоценол., 5—6, 1939.—33. Олигер И. М., Материалы по распространению и численности мышевидных грызунов лесной зоны западных районов РСФСР в 1943—1944 г., Зоологический журнал, XXV, 4, 1946.—34. Павловский Е. Н., Основы учения о природной очаговости трансмиссивных болезней человека, Журн. общ. биол., VII, 1, 1946.—35. Поликарпова Е. Ф., Внешние факторы и половой цикл птиц, Журн. общ. биол., II, 1, 1941.—36. Попов В. А., Методика и результаты учета мелких лесных млекопитающих в Татарской АССР, Тр. Об-ва естествоисп. при Каз. ун-те, LVII, 1—2, 1945.— 37. Промптов А. И., Сезонные миграции птиц, М., 1941.— 38. Раевский В. В., Васильев В. В. и Георгиевская З. И., Речные бобры и соболи в Кондо-Сосвинском госзаповеднике, Тр. Кондо-Сосвинского гос. запов., I, 1941.— 39. Ралль Ю. М., Изучение численности грызунов в энзоотичных по чуме очагах. II. Сезонная и годовая динамика численности в 1934—1936 гг., Вестн. микроб. и эпид., XVI, 3, 1937.—40. Рюмин А. В., Температурная чувствительность позвоночных животных, Сб. научн. студ. работ МГУ, VI, 1939.—41. Светозаров Е. и Штрайх Г., Свет и половая периодичность у животных, Успехи совр. биол., XII, 1, 1940.—42. Северцов С. А., Динамика населения и приспособительная эволюция животных, АН СССР, 1941.—43. Сергеев А. М., Материалы к познанию динамики популяций у рептилий, Вопр. экол. и биоценол., 4, 1939.— 44. Сергеев А. М., Эволюция эмбриональных приспособлений у рептилий, Сов. наука, 1943.— 45. Свириденко П. А., Питание мышевидных грызунов и значение их в проблеме возобновления леса, Зоологический журнал, XIX, 4, 1940.— 46. Свириденко П. А., Грызуны — расхитители лесных семян, Зоологический журнал, XXIII, 4, 1944.—47. Свириденко П. А., Роль деятельности человека в накоплении и ограничении численности лесных мышевидных грызунов, Зоологический журнал, XXIV, 6, 1945.— 48. Слоним А. Д., Эволюции регуляции тепла в животном организме, Успехи совр. биол., VI, 1, 1937.— 49. Стрельников И. Д., Значение теплового обмена в экологии роющих грызунов. Изв. АН СССР, Биол., 1940.—50. Сухарников А. А., К методике учета запасов выхухоли и расчета прироста ее стада, Научно-мет. зап. Гл. упр. по загот., III, 1939.—51. Тихвинский В. И., О связи между метеорологическими факторами и колебаниями численности некоторых промысловых видов, Тр. Об-ва естествоисп. при Каз. гос. ун-те, LV, 3—4, 1938.—52. Фенюк Б. К. и Шейкина М. В., Изучение передвижения полевок (Microtus arvalis) методом кольцевания, Уч. зап. Сар. гос. ун-та, I (XIV), Биол. сер., 2, 1938.— 53. Фенюк Б. К. и Попова А. А. Заметки о миграции мышевидных грызунов под влиянием «инстинкта дома», Вестн. микроб. и эпид., XIX, 1, 1940.—54. Формозов А. Н., Программа и методика работы наблюдательных пунктов по учету мышевидных грызунов в целях прогноза их массового появления, Уч. зап. МГУ, XI, 1937.— 55. Формозов А. Н., Снежный покров как фактор среды и его значение в жизни млекопитающих и птиц СССР, Мат. к позн. фауны и флоры Моск. об-ва исп. прир., нов. сер., Зоол., 5 (XX), 1946.— 56. Формозов А. Н., Очерк экологии мышевидных грызунов, носителей туляремии, Мат. к позн. фауны и флоры Моск. об-ва исп. прир., нов. сер., Зоол., 7 (XXII). 1947.—57. Формозов А. Н. и Бируля Н. Б., Дополнительные данные к вопросу о взаимоотношениях хищных птиц и грызунов, Уч. зап. МГУ, XIII, 1937.— 58. Формозов А. Н. и Воронов А. Г., Деятельность грызунов на пастбищах и сенокосных угодьях Западного Казахстана и ее хозяйственное значение, Уч. зап. МГУ, вып. 20, Зоол., 1939.—59. Черномордиков В. В., О температурных реакциях пресмыкающихся I. Термофилия, Зоологический журнал, XXII, 5, 1943.—60. Elton Ch., Voles, mice and lemmings, Clarendon Press. 1942.—61. Errington P., An analysis of mink predation upon muskrats in North-Central United States, Res. Bull. Agr. Exp. Stat. Jowa State College, 320, 1943.—62. Errington P., Some contributions on a 15 year local study of the northern bobwhite to a knowledge of population phenomena, Ecolog. Monogr., 15, 1945.—63. Errington P., Predation and vertebrate populations, Quart. Rev. Biol., 21, 2, 3, 1946.—64. Errington P. and Stoddard H., Modification in predation theory suggested by ecological studies of the bobwhite qual., Trans. 3-d North Amer. Wildlife Conference, 1939.—65. Errington P., Hamerstrom F. and Hamerstrom F. Jr., The great horned owl and its prey in North-Central United States, Res. Bull. Agr. Exp. Stat. Iowa State College, 277, 1940.—66. Evans F., Studies of a small mammal population in Bagley Wood, Berkshire, J. Anim. Ecol., 11, 2, 1942.—67. Gerstell R., Certain mechanics of winter quail losses revealed by laboratory experimentation. Penns. Game News, X, 2, 1939.—68. Kendeigh S. and Baldwin S., Factors effecting yearly abundance of passerine birds, Ecol. Monogr., 7, 1937.—69. Mc Lulich, Fluctuations in the number of the varying hare (Lepus americanus), Univ. Toronto Studies, Biol. Series, 43, 1937.—70. Southern H. and Laurie E., The house-mouse (Mus musculus) in corn ricks, J. Animal Ecology, 15, 2, 1946.—71. Venables L. and Leslie P., The rat and mouse populations of the corn ricks, J. Anim. Ecol., II, 1, 1942.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXVI 1947 ВЫП. 6

ОБ АДАПТАЦИЯХ И ДЛИТЕЛЬНЫХ МОДИФИКАЦИЯХ У ИНФУЗОРИЙ

А. Ф. ЮРЛОВА

Кафедра зоологии и дарвинизма Ленинградского государственного педагогического института им. А. И. Герцена

Настоящее исследование является продолжением работы по длительным модификациям у Paramaecium caudatum, возникающим под влиянием Ca-ионов [5]. Эксперименты по приучению парамеций к среде с повышенным содержанием кальция велись методом индивидуальных линий и показали возможность сохранения приобретенной резистентности к кальцию в течение двухсот и более агамных поколений. Методика индивидуальных линий исключала возможность отбора.

Попутно с констатацией самого факта существования длительных модификаций удалось показать, что возросшая резистентность к Ca-ионам сопровождается общим повышением резистентности и к другим повреждающим факторам (летальным концентрациям растворов солей калия и меди и к высокой температуре), сохранявшимся также в форме длительной модификации.

Естественно возникает вопрос, любой ли фактор внешней среды, вызывающий образование адаптивной модификации, способен дать длительную модификацию, сохраняющуюся после снятия действия фактора при агамном размножении. С целью выяснения этого вопроса и были поставлены эксперименты по воспитанию инфузорий в гипертонической среде, представляющей собою эквилибрированный раствор солей, по составу близкий к морской воде. Ряд исследований указывает на возможность приучения пресноводных инфузорий к морской воде (Finley, Финлей [8], Iokom, Иоком [11], Hayes, Гейс [10], Fricsh, Фриш [9], Loffer, Лоффер, 1939). Особенно подробно процесс возникновения адаптивной модификации к гипертонической солевой среде прослежен в ряде работ Гаузе и Смарагдовой [1, 2, 3, 6].

Указанный фактор воздействия на инфузорий выбран по тем же соображениям, на которые указывает Гаузе [2]: парамеции могут встречаться в водоемах с повышенной соленостью. Повышенная соленость является фактором, к которому туфельки способны приспосабливаться и в естественных условиях обитания. Следовательно, возникающие изменения приспособительного характера могут быть причислены к категории адаптивных модификаций по классификации Шмальгаузена [7], как вторичная форма реагирования на обычные в нормальной среде изменения внешних факторов, имеющих под собой историческую базу.

Материалы и методика

Объектом исследования были P. caudatum. Основные исходные культуры (клоны) разведены от инфузорий, взятых в природе (в окрестностях Ленинграда). Средой для культивирования служила среда Лозина-Лозинского [13]: NaCl—0,01%, KCl—0,01%, $MgSO_4$—0,001%, $CaCl_2$—0,001%, $NaHCO_3$—0,002%. Раствор солей приготовлялся на

бидестиллированной воде и стерилизовался в автоклаве (40 мин. при давлении 1,5 атм.). Гипертонический раствор для экспериментальной работы (искусственная морская вода) готовился по модифицированному рецепту Гаузе [2] — NaCl — 11,75 г, $MgSO_4$— 1,25 г, KCl — 0,25 г, $CaCl_2$—1,35 г, $NaHCO_3$—0,4 г на 500 см³ бидестиллированной воды. $NaHCO_3$ был введен в раствор, чтобы избежать расхождения в качественном составе солей со средой Лозина-Лозинского (у Гаузе $NaHCO_3$ отсутствует). Исходный раствор (3% солей) разводился бидестиллированной водой таким образом, что общая концентрация солей составляла 0,1%, 0,2%, 0,3% и выше. Пищей для парамеций служили дрожжи Saccharomyces ellipsoideus, разводимые на агар-сусле, и Bacillus subtilis — на сенном агар-агаре. Индивидуальные линии жили в стеклянных сосудиках — солонках с крышечками. Ежедневно производилась пересадка в свежую среду с взвесью дрожжей и сенной палочки (одна петля дрожжей и одна петля сенной палочки на 20 см³ среды). Пересаживалась одна особь, остальные оставлялись в солонке до следующего дня (как «запасной фонд» на случай гибели пересаженной особи) или давали начало массовой культуре для испытания на модификации. Содержались инфузории в термостате при температуре 23—26°.

Экспериментальные линии инфузорий отводились в растворы различных концентраций (от 0,3 до 0,9% общего содержания солей) и по истечении определенного срока отводились обратно в среду Лозина-Лозинского (обозначаемую далее как «нормальная»),— общий процент концентраций солей здесь равнялся 0,015%. Эти линии обозначались как «возвратные». У особей одной из линий ядра ежедневно окрашивались метиловой зеленью для обнаружения эндомиксиса. Ни одного случая эндомиксиса зарегистрировано не было.

Опыты по приучению инфузорий к гипертонической среде

Из клонов (массовых культур) *A*, *B*, *C*, *D*, *E*, живших в сенном настое, были отведены индивидуальные линии в нормальную минеральную среду 14.I.1946. Через неделю от этих линий по одной особи было отсажено в солонки с солевым раствором различной концентрации (0,3%, 0,4%, 0,5% и 0,6% общей концентрации солей). Ежедневно велись пересадка и наблюдение за контрольными и гипертоническими линиями с учетом темпа деления. В концентрациях 0,3% и 0,4% солевого раствора индивидуальные линии жили нормально и делились (данные по темпу деления даются ниже). В концентрациях 0,5% и 0,6% раствора инфузории жили один-два дня и погибали. Иногда они делились один-два раза. Тогда было применено постепенное приучение: после недели пребывания в 0,4% растворе инфузории переводились в 0,5% раствор и т. д. Таким образом, удалось получить индивидуальные линии инфузорий, живших и размножавшихся в 0,5% и 0,6% растворах в течение всего экспериментального периода (пять месяцев). В течение всего периода постановки опытов отмечено всего четыре случая, когда в солонке погибла инфузория, пересаженная накануне. Она соответственно заменялась инфузорией из «запасного» фонда — перерыва линии не было.

В растворах же с более высокой концентрацией (0,7% и 0,8%) индивидуальные линии вести не удалось, несмотря на неоднократные попытки. Были получены только массовые культуры в 0,7% и 0,9% растворах, но, так как здесь возможен отбор (индивидуальных вариаций), эти культуры не подвергались дальнейшему исследованию.

Темп деления, как правило, понижался при переводе инфузорий в гипертоническую среду (например, 1—2 деления в среднем на декаду против 1,5 деления у контроля), но это понижение длилось в течение одной-двух декад. Также при переводе из гипертонической среды обратно в нормальную замечалось незначительное и кратковременное повышение темпа деления (по сравнению с контролем) в течение нескольких дней, затем темп деления сравнивался с контролем.

При переводе инфузорий из 0,3% и 0,4% раствора обратно в нормальную среду инфузории продолжали жить и размножаться в ней. Если же инфузории переводились из 0,5% и 0,6% раствора после одной-двух декад приучения (кратковременного), они сильно раздува-

лись и лопались: перевод приходилось производить постепенно — из 0,6% в 0,5%, из 0,5% в 0,4% и затем уже в нормальную среду. Однако через месяц после приучения инфузорий (т. е. после длительного срока) к высоким концентрациям (0,5—0,6%) перевод в нормальную среду происходил сразу, без промежуточных концентраций, и не сопровождался гибелью инфузорий.

Это явление гибели после резкого перехода из растворов высокой концентрации в нормальную среду связано, очевидно, с крайне медленной пульсацией сократительной вакуоли у инфузорий, живущих в гипертонической среде, которая наблюдалась в течение эксперимента. Резкий переход в среду с низкой концентрацией солей (0,015%) не давал возможности инфузории справиться с давлением воды, путем осмоса поступающей внутрь тела клетки. Причины благополучного перехода инфузорий из высоких концентраций в низкие после длительного приучения к первым остались невыясненными.

В течение пяти месяцев индивидуальные линии инфузорий жили и нормально размножались в эквилибрированных растворах концентрации солей 0,3%, 0,4%, 0,5% и 0,6%.

Повышение резистентности к солевым растворам в гипертонических линиях инфузорий

Испытания резистентности к гипертонической среде проводились следующим образом: от линий контрольной, «гипертонической» и «возвратной» (линии, возвращенной из гипертонической среды в нормаль-

Таблица 1

Повышение резистентности к гипертоническому раствору солей (1,5 %) у инфузорий

Линия	Характеристика линии	Срок пребывания в гипертонической среде	Срок возврата	Дата испытаний	Величина резистентности (срок выживания в мин.)	Diff. (по отношению к контролю)
C	Контроль	—	—	19-23.II	6,5±0,1	—
4	0,3 % гипер.	1 мес.	—	»	7,5±0,2	4,5
4a	Возвратн.	2 нед.	2 нед.	»	6,2±0,2	1,2
E	Контроль	—	—	25.II-1.III	5,2±0,1	—
7	0,3 % гипер.	1 мес. 5 дн.	—	»	9,1±0,2	16,0
7a	Возвратн.	2,5 нед.	2 нед.	»	5,8±0,2	1,2
B	Контроль	—	—	1-5.III	5,5±0,1	—
10	0,3 % гипер.	1 мес. 10 дн.	—	»	8,0±0,3	8,1
10a	Возвратн.	1 мес.	10 дн.	»	6,1±0,3	2,1
B	Контроль	—	—	6-10.III	5,6±0,2	—
11	0,4 % гипер.	3 нед.	—	»	22,7±1,0	19
11a	Возвратн.	2 нед.	1 нед.	»	5,5±0,2	—
A	Контроль	—	—	12-16.III	6,0±0,17	—
1	0,3 % гипер.	1 мес. 3 нед.	—	»	6,0±0,1	—
1a	Возвратн.	1 мес. 1 нед.	2 нед.	»	5,5±0,1	—
2	0,4 % гипер.	1 мес. 1 нед.	—	»	47,2±3,1	13,9
2a	Возвратн.	3 нед.	2 нед.	»	5,6±0,1	—
C	Контроль	—	—	19-23.III	4,7±0,1	—
4	0,3 % гипер.	1 мес. 3 нед.	—	»	6,0±0,3	3,2
$4a_1$	Возвратн.	1 мес. 1 нед.	2 нед.	»	4,5±0,1	—
E	Контроль	—	—	25.III-2.IV	5,5±0,1	—
7	0,3 гипер.	2 мес.	—	»	8,9±0,2	11,8
$7a_1$	Возвратн.	1 мес. 3 нед.	1 нед.	»	5,8±0,1	—
8	0,4 % гипер.	1 мес. 1 нед.	—	»	22,4±2,3	7,8
8a	Возвратн.	1 мес.	1 нед.	»	4,9±0,1	—

ную) каждого клона отводились массовые культуры путем размножения инфузорий в течение пяти-шести дней. Соблюдалась, насколько это было возможно, одинаковая плотность населения и одинаковые условия питания.

В солонку с несколькими каплями испытуемого 1,5% солевого раствора при помощи пипетки помещались четыре-пять инфузорий и велось наблюдение за ними сначала под лупой, а затем под микроскопом. За момент смерти принято было считать последнее биение ресничек. По каждой линии испытывалось 50 инфузорий.

Первые испытания, проведенные по четырем клонам, *A*, *C*, *B* и *E* (гипертонические линии 0,3% и 0,4%), дали совершенно однотипные результаты (табл. 1), за исключением клона *A*.

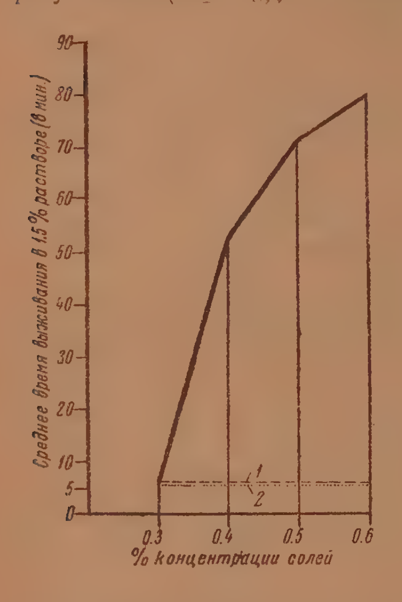


Рис. 1. Испытание резистентности инфузории к 1,5% солевому раствору. *1*—контрольная линия, *2*—возвратная линия.

Соответствующие линии № 4, 7, 10 (жившие в концентрации 0,3% солей) дали незначительное повышение резистентности к гипертоническому раствору, однако вполне достоверное. Линия № 1 (клон *A*) не дала повышения резистентности по сравнению с контролем.

Возвратные линии № 4а, 7а и 10а показали резистентность, весьма близкую к контролю и не имеющую достоверных различий с резистентностью контрольных линий.

По клонам *A* и *B* были проведены испытания линий № 2 и 11, живших в течение месячного срока в 0,4% растворе. Резистентность к 1,5% раствору оказалась сильно повышенной: у линии № 11—22,7 мин. выживания против 5,6 мин. в контроле и у линии № 2 — 47,2 мин. выживания против 6,0 мин. в контроле. Но и в этом случае возвратные линии № 1а и 2а, жившие две и три недели в растворе 0,4%, показали полный возврат к норме после одной-двух недель пребывания в нормальной среде.

Естественно было предположить, что срок содержания в гипертонических растворах являлся еще слишком малым для возникновения достаточно глубоких изменений в клетке, остающихся в виде последействия после возврата в исходные условия. Поэтому были проведены повторные испытания по клонам *C* и *E* через два месяца пребывания в гипертонической среде линий № 4 и 7 и их возвратных линий (№ $4a_1$ и $7a_1$, отведенных заново от гипертонических линий

после пребывания в гипертонической среде в течение пяти недель и в течение семи недель). И эти испытания показали полный возврат к норме возвратных линий, следовательно, отсутствие длительных модификаций. От клона *D*, наиболее жизнеспособного из всех клонов (наиболее высокий темп деления), были отведены гипертонические линии в растворы 0,3%, 0,4%, 0,5%, 0,6% концентрации солей (в два последние раствора инфузории переводились постепенно, как это описано выше). По истечении двухмесячного срока от этих линий были проведены возвратные и через девять-десять дней возврата в этих линиях были проведены испытания резистентности к 1,5% солевому раствору. Результаты испытаний приведены на рис. 1. Резистентность в гипертонических линиях (простая адаптивная модификация) нарастает закономерно в связи с повышением концентрации раствора. Резистентность в возвратных линиях неуклонно падает до уровня резистентности контроля, что опять-таки говорит об отсутствии длительных модификаций.

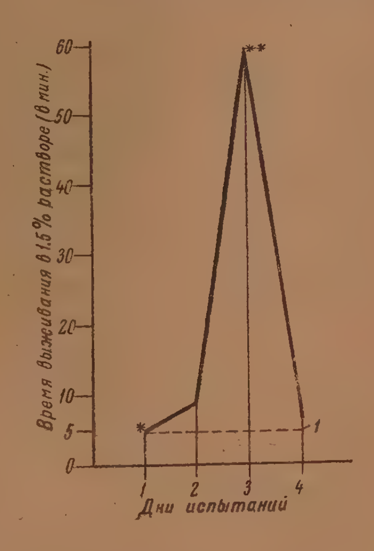


Рис. 2. Возникновение модификаций при переводе из одной среды в другую. *1*—контрольная линия. *—перевод в гипертоническую среду, ** — возврат в нормальную среду

В связи с отсутствием последействия в возвратных линиях интересно было проследить, насколько быстро возникает и исчезает модификация при переводе инфузорий из одной среды в другую. С целью выяснения этого вопроса пришлось применить массовые культуры, так как методика индивидуальных линий не позволяет провести массовое испытание сразу по переводе инфузорий из одной среды в другую: в новую среду пересаживается лишь одна особь и испытание резистентности может быть проведено только по мере накопления массовой культуры от этой линии, т. е. через семь-восемь дней.

Массовая культура инфузорий, предварительно отцентрифугированная, была переведена в 0,5% солевой раствор; испытания были проведены на первый, второй и третий день пересадки. Из данных рис. 2 ясно, что своего полного выражения (61,0 мин. средней выживаемости в 1,5% растворе против 5,2 мин. в контроле) модификация достигает уже на третий день приучения. Затем эта же культура переводилась обратно в нормальную среду. Исчезновение приобретенной резистентности замечалось уже на вторые сутки после возврата. Таким образом, нарастание и затухание модификации происходит резким скачком, в противоположность обычному плавному, постепенному нарастанию и затуханию длительной модификации.

Полученные по ряду приведенных выше экспериментов результаты могли быть объяснены двояко: во-первых, экспериментальные клоны не способны были дать длительные модификации в силу их генотипических особенностей, как это отмечалось в опытах Иоллоса (Jollos [12]) и в наших экспериментах с солями кальция (Орлова [5]); во-вторых, гипертоническая среда не оказывает достаточно глубокого влияния на инфузорий с остаточным последействием при изъятии фактора гипертонии.

Для проверки этих предположений были поставлены дополнительные эксперименты. От клона *D* была отведена линия в Са-среду (среда Лозина-Лозинского с повышенным содержанием $CaCl_2$ до 0,4%). Эта Са-линия № 19, ее контроль — линия *D* и возвратная линия № 19а (после семи дней возврата из Са-среды, где инфузории пробыли 1 мес. 3 дня) были испытаны на резистентность к раствору $CaCl_2$ $M/25$. Испытание обнаружило ясное наличие длительной модификации — в возвратной линии № 19а наблюдается повышенная резистентность к $CaCl_2$, средняя выживаемость равна 12,5 мин. против 10 мин. контроля (различие достоверно). Испытания были повторены через месяц: возвратная линия №19а обнаружила исчезновение длительной модификации через 1,5 мес. возврата из Са-среды, а вторая возвратная линия № $19a_1$, отведенная в нормальную среду после более длительного пребывания в Са-среде, чем линия 19а (а именно 2 мес. 5 дней), дала бо́льшую величину резистентности, чем в свое время линия № 19а (средняя выживаемость 14,2 мин. против 12,5 мин. в линии № 19а в первом испытании, см. табл. 2).

Таблица 2

Резистентность к Са-ионам у Са-линий, их возвратных и контрольных линий

Линии	Характеристика линий	Срок пребывания в Са-среде	Срок возврата	Дата испытаний	Величина резистентности (срок выживания в мин.)	Diff. (по отношению к контролю)
D	Контроль	—	—	29.IV—4.V	$10,0 \pm 0,5$	—
19	Са-линия	1 мес. 10 дн.	—	»	$18,4 \pm 0,9$	8,2
19а	Возвратн.	1 мес. 3 дн.	7 дн.	»	$12,5 \pm 0,3$	4,1
		Повторные испытания				
D	Контроль	—	—	30.V—3.VI	$9,6 \pm 0,7$	—
19	Са-линия	2,5 мес.	—	»	$20,2 \pm 1,1$	—
$19a_1$	Возвратн.	2 мес. 5 дн.	10 дн.	»	$14,2 \pm 0,9$	5.
19а	»	1 мес. 3 дн.	1,5 мес.	»	$10,2 \pm 0,8$	—

Таким образом, Са-ионы, вызывавшие длительные модификации в наших опытах 1939—1941 гг. (Орлова [5]), и здесь вызвали те же изменения,— постепенное нарастание и постепенное затухание резистентности при агамном размножении.

Предположение о генотипических причинах отсутствия длительных модификаций при воздействии гипертонических растворов солей отпадает в связи с получением их в этих же линиях при воздействии Са-ионами.

Гипертония, вызываемая Са-ионами, однозначна гипертонии общего солевого раствора, употреблявшегося в экспериментах (в обоих случаях концентрация солей равнялась 0,4%). Но влияние гипертонического солевого раствора, где взаимный антагонизм ионов сохраняется в той же мере, как и в эквилибрированном растворе среды Лозина-

Лозинского, оказывается качественно иным и, возможно, менее повреждающим клетку, чем одностороннее влияние Са-ионов. Естественно предположение, что в случае общей гипертонии эквилибрированного солевого раствора, где сохраняется то же взаимное соотношение ионов, что и в эквилибрированной «нормальной» среде,— изменяется в основном осморегуляторная функция клетки. Усиление этой функции сказывается в эффекте повышения резистентности к гипертонии. Белковый субстрат клетки оказывается незатронутым или мало затронутым, и при снятии гипертонии инфузории легко и быстро изменяют интенсивность осморегуляторного процесса до его обычной нормы (исчезновение модификации на первый-второй день возврата в нормальную среду).

Одностороннее влияние Са-ионов повреждает глубже, изменяя свойства субстрата (менее лабильного, чем функция), и изменения эти исчезают не сразу, а постепенно, после снятия повреждающего агента. С целью экспериментальной проверки этих предположений была предпринята попытка обнаружить различия «субстратного» характера у инфузорий, подвергавшихся действию гипертонии, и инфузорий, подвергавшихся действию Са-ионов. Были произведены следующие опыты: инфузории из линий гипертонической, контрольной и Са-линии, после тщательной отмывки путем центрифугирования в нормальной среде от излишних ионов солей, помещались в раствор нейтральной красной концентрации 0,01%, разведенной на среде Лозина-Лозинского. Через 40—50 минут можно было наблюдать отчетливое гранулообразование в бесцветной плазме инфузорий гипертонической и контрольной линий. Инфузории Са-линии прокрашивались интенсивнее и гранул краски замечалось значительно меньше. Данный эксперимент позволяет предполагать наличие каких-то изменений сорбционных свойств плазмы инфузорий, наличие изменений субстрата клетки под влиянием длительного воздействия Са-ионов.

Гипертония, очевидно, не вызывает подобных изменений, влияя в основном на осморегуляторную функцию. Изменение субстрата сохраняется и после снятия действия фактора, вызвавшего его, в форме длительной модификации. Изменение функций значительно более лабильно и регуляция их происходит быстро, не давая явлений последействия, почему и оказывается простой модификацией. По всей вероятности, эта модификация вызывает некоторые изменения и «субстратного» характера, но значительно менее глубокие, чем в случае модификаций, вызванных Са-ионами.

Результаты испытания резистентности гипертонических линий к растворам KCl, $CaCl_2$, $CuSO_4$ и к хинину

В наших экспериментах с длительными модификациями, вызываемыми действием Са-ионов (Орлова [5]), были получены данные о параллельном повышении общей резистентности к ряду других факторов: солям калия, меди и высокой температуре.

Подобные же испытания были проведены в настоящей работе. Гипертонические, возвратные и контрольные линии инфузорий, отмытые путем центрифугирования в бидестиллированной воде от среды, в которой они жили, помещались в растворы хлористого кальция, хлористого калия, сернокислой меди и хинина (летальных концентраций), и изучалась их выживаемость в этих растворах.

Результаты испытаний представлены в табл. 3.

Испытания солями калия и кальция показали повышенную резистентность гипертонических линий. При этом линии, жившие в 0,5% рас-

Таблица 3

Резистентность к солям калия, кальция, меди и хинину у гипертонических линий инфузорий

Линия	Характеристика линии	Срок пребывания в гипертонической среде	Срок возврата	Дата испытаний	Величина резистентности (срок выживания в мин.)	Diff. (по отношению к контролю)
			Испытание раствором KCl (*M*/4)			
D	Контроль	-	—	15—20.IV	10,96±1,1	-
14	0,4 % гипер.	3 мес.	—	»	35,7±2,5	7
14а	Возвратн. из 0,4%	2 мес. 20 дн.	10 дн.	»	8,08±0,3	2,4
16	0,5% гипер.	2,5 мес.	—	»	49,2±2,9	12
16а	Возвратн. из 0,5%	2,5 мес.	5 дн.	»	10,2±1,1	—
			Испытание раствором $CaCl_2$ (*M*/5)			
D	Контроль	—	—	5—13.V	9,9±0,5	—
13	0,3% гипер.	3,5 мес.	—	»	48,4±3,4	12,0
13а	Возвратн. из 0,3%	3 мес. 3 дн.	10 дн.	»	10,9±0,7	—
14	0,4 % гипер.	3,5 мес.	—	»	83,2±5,2	14,0
14а	Возвратн. из 0,4%	3 мес. 1 нед.	1 нед.	»	10,2±0,7	—
			Испытание раствором $CuSO_4$ (*M*/20 000)			
D	Контроль	—	—	23—27.V	7,0±0,5	
13	0,3 % гипер.	4 мес. 10 дн.	—	»	22,5±1,5	9,0
13а	Возвратн. из 0,3%	4 мес.	10 дн.	»	6,2±0,4	—
14	0,4% гипер.	4 мес. 5 дн.	—	»	36,5±2,3	10,5
14а	Возвратн. из 0,4%	3 мес. 3 нед.	10 дн.	»	6,5±0,4	—
13	Контроль	—	—	27—30.V	3,7±0,2	—
2	0,4 % гипер.	4,5 мес.	—		15,3±1,2	9
2а	Возвратн. из 0,4%	4 мес. 5 дн.	10 дн.	»	4,1±0,3	—
			Испытание хинином (1:3500)			
D	Контроль	—	—	18—22.V	9,0±1,0	
13	0,3% гипер.	4 мес. 5 дн.	—	«	10,6±0,6	
13а	Возвратн. из 0,3%	3 мес. 3 нед.	10 дн.	»	9,3±0,4	
14	0,4% гипер.	4 мес.	«	«	9,8±1,3	
14а	Возвратн. из 0,4%	3 мес. 3 нед.	1 нед.	«	10,7±1,3	

творе, дали бóльшие цифры выживаемости в 1,5% растворе, чем линии, жившие в 0,4% растворе (35,7 мин. средняя выживаемость 0,4% линий и 49,2 мин. средняя выживаемость 0,5% линий против 10,96 мин. в контроле для солей калия). То же и в случае солей кальция. Возвратные линии обнаружили резистентность, сходную с контролем.

Таким образом, понимание механизма возникшей модификации как повышения осморегуляторной функции позволяет и в данных испытаниях объяснить повышение резистентности к солям вообще, как к агентам, вызывающим гипертонию.

Несколько неожиданными явились результаты испытаний инфузорий сернокислой медью. Раствор меди, взятый для испытаний, имел настолько низкую концентрацию (*M*/20 000), что говорить о гипертонии в данном случае нельзя (олигодинамическое действие ионов меди). Ги-

пертонические линии обнаружили повышенную резистентность к ионам меди, резистентность возвратных линий равнялась резистентности контрольных. Это явление можно объяснить тем, что предварительной отмывкой инфузорий от гипертонической среды не достигается полное освобождение от излишнего (против линий контрольных) содержания ионов калия, натрия и магния (входящих в состав гипертонической среды), которые могут быть адсорбированы клеткой.

По данным Д. Н. Насонова и В. Я. Александрова [4] известно, что вышеупомянутые ионы солей являются антагонистами по отношению к ионам меди, а поэтому они и ослабляют олигодинамическое действие меди.

Испытания хинином показали отсутствие различий в резистентности к хинину у гипертонических, контрольных и возвратных линий инфузорий, что и подтверждает нашу точку зрения на полученные модификации резистентности как на повышение осморегуляторной функции без значительного изменения свойств субстрата.

Выводы

1. При содержании инфузорий P. caudatum в гипертонической минеральной среде повышается резистентность инфузорий к гипертонии.

2. Повышение резистентности при переводе в гипертоническую среду из обычной нарастает резким скачком в течение одного-двух дней, так же резко исчезает приобретенная резистентность при обратном переводе инфузорий в нормальную среду.

3. Повышение резистентности к гипертонии увеличивается соответственно повышению процента содержания солей в гипертонической среде.

4. Полученное изменение может быть рассматриваемо как онтогенетическая адаптация инфузорий, относящаяся по классификации И. И. Шмальгаузена [7] к категории вторичных форм реагирования, связанных с явно приспособительным значением модификации и установившихся в процессе длительной эволюции.

5. Данная адаптация является лабильным изменением осморегуляторной функции организма и, по всей вероятности, не связана с глубокими субстанциональными изменениями протоплазмы, а потому и не наследуется при агамном размножении, не переходит в форму длительной модификации.

6. Адаптации повышенной резистентности к Ca-ионам, возникающие при длительном воздействии Ca-ионов на инфузорий, по всей вероятности связаны с более или менее глубокими изменениями субстрата протоплазмы, а потому и переходят в форму длительной модификации.

7. Попутно с изменениями резистентности к гипертонии среды у инфузорий замечаются и изменения резистентности к солям калия и кальция, что можно объяснить повышением гипертонии среды. Повышенная резистентность к солям меди может быть объяснена присутствием ионов-антагонистов в теле инфузорий (ионов Ca, K, Mg). Повышенная резистентность к хинину не наблюдается, что говорит об известной специфичности модификации.

Литература

1. Гаузе Г. Ф. и Смарагдова Н. П., Зоологический журнал, т. XVIII, вып. 4, 1939—2. Гаузе Г. Ф., Зоологический журнал, т. XVIII, вып. 4, 1939.—3. Гаузе Г. Ф., Зоологический журнал, т. XIX, вып. 3, 1940.—4. Насонов Д. Н. и Александров Д. Я., Реакция живого вещества на внешние воздействия, 1940.— 5. Орлова А. Ф., Зоологический журнал, т. XX, вып. 2, 1941.—6. Смарагдова Н. П., Зоологический журнал, т. XIX, вып. 2, 1940.—7. Шмальгаузен И. И., Факторы эволюции, 1946.— 8. Fintey H. E., Ecology, v. XI, No. 2, 1930.— Frisch I. A., Science, 81, 1935.—10. Hayes F. R., Ztschr. f. vergleich. Physiol., Bd. 13, 1930.—11. Iokom H. B., Biol. Bull., 67, 1934.—12. Iollos V., Arch. f. Protistenk., Bd. 43, 1921.—13. Lozina-Lozinski L. K., Arch. f. Protistenk., Bd. 74, H. 1, 1931.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVI 1947 ВЫП. 6

К ЭКОЛОГИИ ЮВЕНИЛЬНЫХ ВОЗРАСТОВ ЯДОВИТОГО ПАУКА КАРА-КУРТА (LATRODECTUS TREDECIMGUTTATUS R., 1790)

П. И. МАРИКОВСКИЙ

Узбекский научно-исследовательский институт эпидемиологии и микробиологии (Ташкент)

Цикл развития кара-курта, обитающего в пределах Европейской и Азиатской части СССР, описан Россиковым [6]. Осенью, по окончании откладки яиц и завивки коконов, половозрелые самки погибают. Паучата зимуют в коконах, весною выходят из них, расселяясь в стороны от материнского гнезда. К началу лета появляются половозрелые стадии. После копуляции самцы погибают, а самки приступают к яйцекладке. Мориц [4, 5] наблюдениями в лабораторных условиях подтвердил описание Россикова.

Наблюдения, проводившиеся над кара-куртом с 1939 по 1941 г. в Пскентском районе Ташкентской области, дали схему основных моментов жизни ядовитого паука в следующем виде: 1) выход перезимовавших паучат из коконов (апрель); 2) расселение с помощью ветра (апрель, первая декада мая); 3) развитие ювенильных возрастов (апрель, май, июнь); 4) появление половозрелых стадий и первая миграция (вторая и третья декады мая, июнь); 5) копуляция и гибель самцов (июнь, первая декада июля); 6) вторая миграция самок (июль); 7) устройство постоянных жилищ и яйцекладка (июль, август, сентябрь); 8) увядание и гибель самок (август, сентябрь, октябрь); 9) развитие молодых паучат в коконах (июль, август, сентябрь) и их зимовка (октябрь — март). При этом впервые были установлены такие важные моменты, как распространение с помощью ветра и миграция полов.

В настоящей статье излагаются основные наблюдения над ювенильными возрастами.

К о л и ч е с т в о в о з р а с т о в. Перечисление и морфологическое описание стадий развития впервые опубликованы Россиковым [6], который неправильно определил количество возрастов развития. Ошибочным явилось также утверждение о существовании в коконе двух линек; неверны были представления о сексуальной биологии, о фазах развития признаков пола и др. Фаусек [7] выразил сомнение в возможности второй линьки в коконе. Наблюдения Морица [3, 4, 5] не внесли ясности в этот вопрос.

Определение количества стадий проводилось нами путем наблюдений в лаборатории, а также в природе за определенными паучками. Кроме того, косвенно выяснялось количество возрастов вариационно-статистическим методом по признаку длины голени передней конечности на материале массового сбора паучков с апреля по июль включительно. Результаты тех и других наблюдений совпадали (рис. 1).

Таким путем было установлено для самок восемь и для самцов шесть возрастов. Самцы до третьего возраста включительно не отли-

чимы от самок. Четвертый, пятый и шестой возрасты легко отличаются по степени развития копулятивного аппарата. Эти три возраста были исключены из материалов построения вариационных кривых. Полученные цифровые данные оказались единственным опознавательным признаком возраста паука, так как все другие особенности, ранее считав-

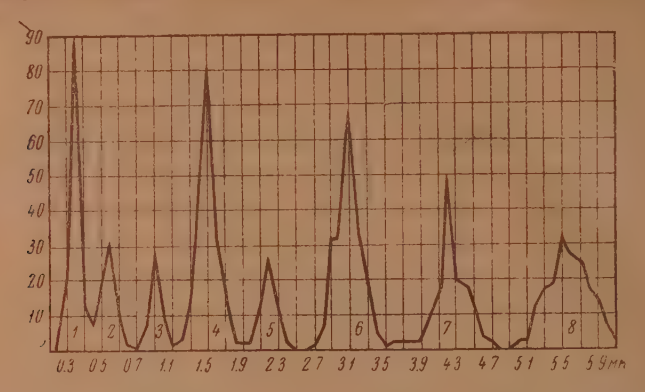


Рис. 1. Вариационные кривые размеров голеней первой пары ног самок кара-курта и самцов до третьего возраста включительно

шиеся диагностическими, как будет показано ниже, относительны и присущи одновременно нескольким возрастам.

Возрастное увеличение размеров голени выражается почти прямой линией подъема, характеризуя тем самым закономерность роста. Аналогичный результат дает графическое изображение размеров ядовитых желез (рис. 2).

Я й ц о — шарообразное, размером от 1,0 до 1,25 мм. Яйца одной кладки одинакового размера. Цвет от светлосеро-желтого до сиренево-красного, оранжевого и в известной степени соответствует цвету яичников самки. Снаружи яйцо покрыто порошкообразным налетом из белых, слегка прозрачных гранул размером 0,046—0,0023 мм. Этот налет придает яйцам оттенок нежной бархатистости.

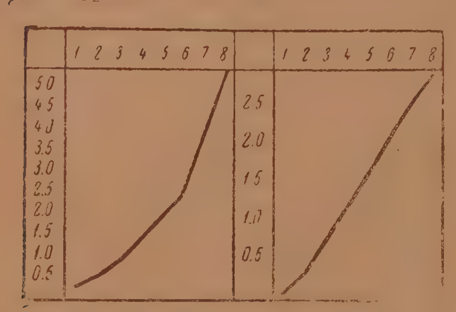


Рис. 2. Кривая роста голеней первой пары ног (слева) и тела ядовитых желез (справа) самки кара-курта. По ординате — размеры в миллиметрах, по абсциссе — возраст

Скорость развития яиц зависит от температуры; в коконах, откладываемых в июле — августе, выплод паучков наступает через пять—семь дней. В конце августа, сентябре развитие яиц значительно замедляется. К октябрю паучки успевают развиться. Обычно из всей кладки остается два—пять погибших яйца. Редко встречаются коконы, в которых яйца слиплись в сплошную оранжево-красную массу.

Н и м ф а. Момент выхода паучат из яиц одной кладки тянется от нескольких часов до суток. Остающаяся оболочка яйца быстро высыхает и становится хрупким комочком нежнобелого цвета. Вылупившиеся паучки имеют относительно большое шарообразное брюшко, покровы их прозрачны, а цвет тела напоминает цвет яйца. Паучки слабо и беспрестанно шевелят ногами и совершенно не способны ни к передвижению, ни к пользованию паутинным аппаратом. Все тело их равномерно

облекает эмбриональная оболочка — membrana vitellina. Ядовитые железы — удлиненно-эллипсоидной формы и не имеют выраженной мышечной оболочки. Железистый эпителий представлен кубическими клетками с базально расположенными ядрами. Через несколько дней после выхода из яйца паучки сбрасывают эмбриональную оболочку, по внешнему виду ничем не отличающуюся от личиночной шкурки.

Первый возраст. Брюшко, слегка уменьшаясь в размере, приобретает овальную форму. Под все еще прозрачным хитиновым покровом просвечивают очаговые скопления гуанина в поверхностных дольках печени. Вскоре хитиновые покровы чернеют, но над скоплениями гуанина гиподерма лишена пигмента, благодаря чему на темном фоне явственно проступают белые пятна. Потемнение хитина длится довольно долго. Паучки последних яйцекладок остаются на зиму слабоокрашенными; по интенсивности окраски паучков поздней осенью легко определить возраст кокона.

Расположение и форма пятен весьма характерны, хотя и подвер-

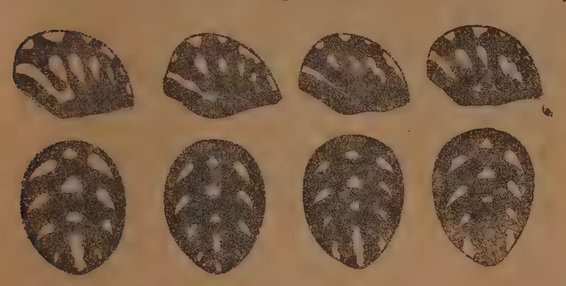


Рис. 3. Вариации размеров и формы пятен брюшка ювенильных возрастов кара-курта

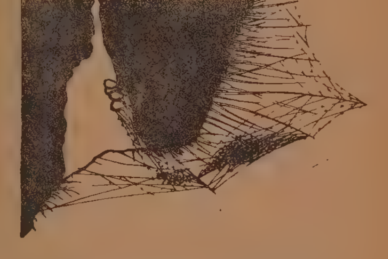


Рис. 4. Скопление кара-куртов первого возраста на общей паутине по выходе из кокона

жены вариациям (рис. 3). Эти пятна сохраняют свое положение на протяжении всех ювенильных возрастов самки и всех, включая и половозрелый, возрастов самца, изменяясь лишь в окраске.

У паучков первого возраста вполне развиты паутинный и ядовитый аппараты. Ядовитые железы имеют строение, аналогичное железам взрослых пауков. Средняя длина железы 0,1 мм, диаметр 0,05 мм. Паучки первого возраста, сбившись тесной кучкой, без движения проводят в коконе остаток лета, осень и зиму. Располагаясь в центре кокона, в комке рыхлой паутины, паучки снаружи обложены слоем эмбриональных и яйцевых оболочек, которые вместе со стенками кокона образуют защитный покров от резких колебаний температуры воздуха. В комнатном помещении в течение всей зимы паучки не выходят из кокона. Недолговременное промораживание кокона, вымачивание его в воде или подогревание до +30—35° тотчас же вызывает выход паучков.

Выход из коконов происходит в первых числах апреля, когда температура воздуха в тени доходит до +15—20°, достигает максимума во второй декаде апреля и постепенно заканчивается к началу мая.

На второй, третий день после прогрызания (чаще всего одного) отверстия в коконе паучки сплетают вблизи от материнского гнезда довольно густую общую паутину, в которой остаются от 5 до 20 дней. О скоплении молоди кара-курта на общей паутине кратко упоминает Власов [1]. За зиму организм паучков переполняется гуанином. Им наполнены ректальный пузырь, мальпигиевы сосуды, слепые отростки секреторного желудка. Переполнена гуанином печень. Вскоре после образования общей паутины в ней видно множество белых мелких комочков выброшенного гуанина. Паучки ничем не питаются, но охотно пьют капельки росы, оседающей на паутинке. Исключительно редко среди

них наблюдается каннибализм. Скопления паучков первого возраста весьма характерны (рис. 4); по ним легко определять нахождение прошлогодних гнезд кара-куртов, скрытых от наблюдателя комьями земли, засохшей травой и т. д. Чем жарче дни, тем энергичней выход из коконов и короче совместная жизнь.

Шербина [8] без достаточных оснований утверждал, что пауки активно передвигаются в места с большей добычей. Россиков [6], опровергая эту возможность, фактором распространения считает обстоятельства скорее случайные (распространение коконов ветром, водою, человеком, животными и т. п.). Д'Амур (D'Amour [9]) в эксперименте над Latrodectus mactans наблюдал механическое сдувание сильным ветром паучков, посаженных на конец палочки.

Наблюдения над скоплениями паучков первого возраста позволили убедиться в возможности полета их по воздуху. Полет этот у каракурта, по нашим наблюдениям, протекает следующим образом. Через несколько дней после выхода из кокона от общей паутины отделяются паучки, убегающие кверху, к ближайшей травинке, кустику. Добравшись до верхушки, паучок иногда долго обследует ее и замирает в неподвижности. Затем, приподнявшись на ногах, поднимает кверху брюшко. Из конца брюшка появляется тоненькая колеблющаяся по ветру паутиновая нить длиною до 50 см (рис. 5). Выпущенная нить вскоре цепляется за другую травинку, обычно выше того места, где сидит паучок. Почувствовав закрепление паутинки, паучок быстро переползает на новую травинку и вновь выпускает нить. Это повторяется иногда много раз, и паучок удаляется на значительное расстояние от гнезда. По паутиновой «дорожке» ползут другие паучки, иногда в свою очередь выпуская паутиновые нити по другим направлениям. На высокой веточке или травинке, откуда паутиновая нить уже не цепляется за окружающую растительность, паучок опускается слегка книзу, отставив по ветру брюшко. В таком положении паучок может оставаться довольно продолжительное время, выжидая благоприятного момента. Иногда к первому паучку подоспевает второй, третий, застывая в той же позе с выпущенной паутинкой. Сильный порыв ветра заставляет их менять позу и крепко ухватываться за веточку, чтобы не быть сброшенными. Момент полета для наблюдателя всегда приходит неожиданно. В это мгновение нет ветра, а лишь чувствуется равномерная и плавная тяга воздуха, и паучата, словно по команде, одновременно отрываются от кустика и уносятся от него плавно по воздуху. Между кустиком и паучком тянется вторая, удлиняющаяся паутинка. Внезапно, в 5—10 см от кустика она отрывается, и паучок быстро уносится вдаль. Все это происходит настолько быстро, что требуется многократное наблюдение, чтобы уловить последовательность моментов полета.



Рис. 5. Подготовка к полету кара-курта первого возраста: *а* — первая поза; *б* — вторая поза; *в* — начало полета

Таким образом, кара-курт первого возраста обладает способностью пассивного полета по воздуху и распространения по поверхности почвы.

Вскоре после начала полетов молодые паучки начинают встречаться в самых разнообразных местах, предпочтительно мелкобугристого рельефа. Чаще всего над всевозможными углублениями у различнейших выступов, около обнаженной дерновины или нависших корней растений, по склонам оврагов, изборожденных тропинками домашних животных, раскидываются несложные беспорядочные сети из немногочисленных паутиновых нитей. Строят свою сеть паучки и среди невысоких травинок весенней растительности эфемеровых пустынь. Тут же на паутине, которую еще рано называть гнездом, происходит линька, а паучок переходит во второй возраст. Возможно, что в некоторых случаях полет и приземление проходят в несколько приемов и в одном из интервалов происходит линька.

Второй возраст почти не отличим от первого, не считая незначительного удлинения конечностей паучков. В легких наблюдается небольшое увеличение числа лепестков. Кишечник свободен от гуанина. Половая дифференцировка отсутствует. Длительность этого возраста в природе превышает месяц. Первое появление — во второй декаде апреля, максимум в конце апреля и начале мая, исчезновение — к концу второй декады мая. Тенета постоянно укрепляются добавлением нитей и подтаскиванием к центру сети маленьких комочков земли, составляющих будущее логово. Под этими комочками паучок сидит неподвижно бо̀льшую часть времени в ожидании добычи.

Основную пищу паучков младших возрастов составляют муравьи. Их же паучки предпочитают и при воспитании в лабораторных условиях.

При попадании в тенета добычи паучок стремительно нападает на нее, обрызгивает каплями паутиновой жидкости, осторожно оплетает насекомое и подтягивает на тенета силою эластического натяжения многочисленных нитей. Осторожно приблизившись, паучок кусает добычу, умерщвляя ее секретом ядовитых желез.

Ядовитые железы паучков с первого возраста выделяют секрет, экстракт которого оказывает токсическое действие на подопытных лабораторных животных [2]. Таким образом, утверждение Россикова, что кара-курты всех возрастов при овладевании добычей пользуются только одним паутиновым аппаратом, а ювенильные возрасты не имеют развитых ядовитых желез, основано на недоразумении.

Третий возраст отличается значительно бо́льшими размерами тела, конечностей и пятен брюшка. У немногих паучков в центре наиболее крупных пятен появляются легкие оранжевые отметины. Средняя длина ядовитой железы 0,72 мм, диаметр 0,08 мм.

Повление третьего возраста в природе наступает в первой, максимум в третьей декаде апреля, исчезновение — к началу третьей декады мая.

Совершенствуются тенета. Из комочков земли устраивается миниатюрное логово в виде глубокой шапочки, обращенной входом книзу. В пище начинают преобладать крупные виды муравьев.

Четвертый возраст. У большинства паучков в центре белых пятен появляются участки оранжево-красного цвета, то в виде точки, то занимающие все белое пятно, от которого остается только каемка. В этом возрасте впервые заметна половая дифференцировка: конечный членик педипальп самцов приобретает заметное утолщение. На вскрытии и гистологических срезах обнаруживаются развивающиеся гонады размером 1,5 мм у обоих полов. Красное пятно вентральной поверхности брюшка самки теряет форму песочных часов и превращается в две параллельные полоски. Средняя длина ядовитых желез 1,23 мм, диаметр 0,15 мм.

Появление самок четвертого возраста — в начале второй декады апреля, максимум в третьей декаде апреля и первой декаде мая, исчезновение — в первой декаде июня. Увеличивается ловчая сеть — тенета.

Помимо муравьев в пищу идут мелкие жуки. Нередко при соприкосновении соседних расширяющихся тенет наблюдается каннибализм; при этом победителем может оказаться как самец, так и самка.

Первые признаки утолщения педипальп Россиков описывает для третьего возраста. С этого же возраста, по Россикову, самец путешествует за самкой, уживаясь на ее сети в положении «тайного нахлебника». Наши наблюдения абсолютно противоречат этому — самец каракурта живет совершенно самостоятельно до момента половой зрелости.

Многочисленные полевые наблюдения над поведением паучков и процессом овладевания добычей приводят к заключению о значении бугристого микрорельефа в обеспечении наиболее выгодной позиции для заползания на паутиновые сети насекомых. Это положение наглядно иллюстрируется приводимой схемой расположения гнезд кара-курта

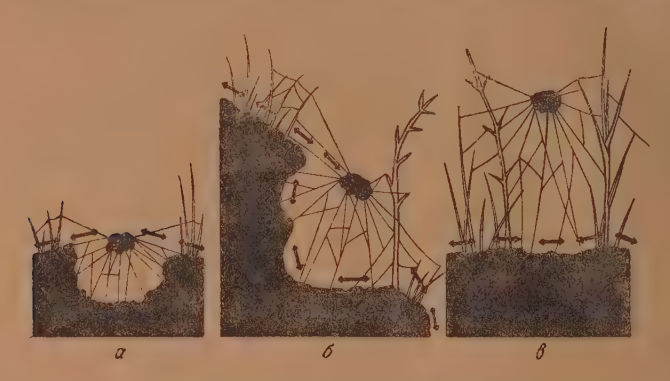


Рис. 6. Схема возможностей попадания ползающих членистоногих в тенета ювенильных возрастов кара-курта, расположенных на *а—б*—бугристом, *в*—ровном микрорельефе

на ровном и на бугристом микрорельефе (рис. 6). В связи с этим паучки, построившие тенета над ровной поверхностью, подвергаются усиленной элиминации.

П я т ы й в о з р а с т. Тарзальный членик педипальп самцов резко изменяется, приобретая форму глянцевого, светложелтого шарика с небольшим клювовидным отростком на вершине. Брюшко самца меньшего размера в сравнении со среднеупитанной самкой, а в центре белого пятна всегда имеется яркокрасная отметинка. Самец не столь агрессивен в добыче пищи, и под тенетами его гнезда меньше остатков добычи.

Гнездо самки еще более увеличивается в размерах, логово, аккуратно выплетенное внутри паутиной, скрывает сидящего в нем паучка. В тенета самок начинают попадать личинки саранчевых. У некоторых самок в центре красного пятна появляются черные точки и окраска пятен становится трехцветной: центральное черное пятно окружает кайма красного цвета, ограниченная в свою очередь белым ободком.

Половые железы обоих полов достигают в длину 3,0 мм. В яичниках самок невооруженным глазом различимы яйцеклетки. Средняя длина ядовитой железы самки 1,63 мм, диаметр 0,21 мм. Первое появление самок пятого возраста — в середине апреля, максимум в середине мая, исчезновение — в начале июня. Фенология самцов отстает от развития самок соответствующего возраста на 5—8 дней.

Ш е с т о й в о з р а с т. Самец пятого возраста, перелиняв последний раз, становится половозрелым пауком, а шарообразные утолщения педипальп превращаются в копулятивные органы. Последнюю линьку самцы всегда совершают на собственном гнезде; вскоре после этого они отправляются на поиски самок, а так как развитие самок несколько за-

паздывает (число линек и возрастов у самок больше), то половозрелые самцы появляются в гнездах самок седьмого возраста, незадолго до перехода их в половозрелую стадию.

Самки шестого возраста значительно крупнее предшествовавшей стадии. Изменяется окраска за счет увеличения черных пятен в центре красно-белых. Тем не менее некоторые из самок все еще не имеют центральных черных отметин. Два поперечных пятна вентральной поверхности брюшка становятся у́же, бледнеют. Средняя длина ядовитой железы самки 2,1 мм, диаметр 0,3 мм. Значительного развития достигают яичники, а перед вентральной поперечной полосой брюшка появляется небольшой бугорок — место будущего копулятивного отверстия.

Логово и тенета еще больше увеличиваются в размерах. Преобладающая добыча та же, что и раньше. Питание муравьями уменьшается.

Первое появление самок шестого возраста — в конце мая, максимум во второй и третьей декаде мая, исчезновение — к середине июня.

Окраска пятна									
Возраст	♀	1, 2, 3, 4	4, 5	4, 5, 6, 7	5, 6, 7	6, 7, 8	7, 8	7, 8	8
	♂	1, 2, 3, 4	4, 5, 6	5, 6					

Рис. 7. Динамика развития окраски пятен брюшка кара-курта

С е д ь м о й в о з р а с т с а м к и. Размер тела напитавшейся самки почти не отличается от размера половозрелой. Седьмой возраст отчетливо различим по более коротким конечностям, окраске и отсутствию копулятивного отверстия. Цвет пятен, в зависимости от возраста, постепенно изменяется — от красно-белого до сплошного черного. По этой причине седьмой возраст по признаку окраски описывался различными авторами под самостоятельными видовыми названиями.

Средняя длина ядовитой железы 2,49 мм, диаметр 0,35 мм.

В этом возрасте преобладает сумеречный и даже ночной образ жизни. Добыча состоит почти исключительно из саранчевых, к тому времени появляющихся в значительном количестве.

Незадолго до последней линьки часть самок покидает гнезда, отправляясь в ночные путешествия и строя по пути временные брачные тенета, на которых обычно и проходит последняя линька. Заметное появление самок седьмого возраста — в середине мая, максимум в первой декаде июня, исчезновение — в последней декаде июня.

Существовавшие до сего времени описания ювенильных возрастов по признаку окраски не соответствуют действительности. Также неверно предположение Кеппена (Köppen [11]), что разнообразное число и форма пятен брюшка, описываемые разными авторами, могли зависеть от слияния или расхождения их в зависимости от степени упитанности кара-курта. Динамика развития окраски пятен брюшка кара-курта по нашим наблюдениям приведена на рис. 7.

В связи с явной несостоятельностью признаков окраски пятен брюшка в определении ювенильных возрастов кара-курта, мы предлагаем использование для этой цели длины конечностей, в частности размера голени передней ноги. Для определения возрастов может служить следующая таблица:

1 (2) Длина голени передней ноги 0,25—0,4 мм . . первый возраст ♀♀♂♂
2 (3) Длина голени передней ноги 0,15—0,65 мм . . второй возраст ♀♀♂♂
3 (4) Длина голени передней ноги 0,8—1,0 мм . . третий возраст ♀♀♂♂
4 (8) Конечный членик педипальп утолщен, полушаровидной или шаровидной формы . . . . ♂♂
5 (6) Конечный членик педипальп слегка утолщен, веретенообразной формы; длина голени передней ноги 1,3—1,7 мм . . . четвертый возраст ♂♂
6 (7) Конечный членик педипальп шаровидной формы с маленьким клювовидным заострением на вершине; длина голени передней ноги 2,1—2,8 мм . . . . пятый возраст ♂♂
7 (6) Конечный членик педипальп полушаровидной формы, на усеченной поверхности которого расположены части копулятивного аппарата; длина голени передней ноги 3,8—4,6 мм . . . шестой возраст, половозрелые ♂♂
8 (4) Конечный членик педипальп не утолщен . . . . ♀♀
9 (10) Длина голени передней ноги 1,3—1,7 мм . . четвертый возраст ♀♀
10 (11) Длина голени передней ноги 2,0—2,4 мм . . . пятый возраст ♀♀
11 (12) Длина голени передней ноги 2,8—3,4 мм . . . шестой возраст ♀♀
12 (13) Длина голени передней ноги 4,0—4,6 мм . . . седьмой возраст ♀♀
13 (12) Длина голени передней ноги 5,0—6,0 мм; перед поперечной щелью вентральной поверхности брюшка имеется копулятивное отверстие . . . . восьмой возраст, половозрелые ♀♀

Выводы

1. После выхода из яиц нимфы ядовитого паука кара-курта Latrodectus tredecimguttatus сбрасывают только эмбриональную оболочку — membrana vitellina, оставаясь в дальнейшем в коконе без превращений на зимовку до весны.

2. Весною по выходе из коконов кара-курты первого возраста проводят некоторое время на общей паутинке, после чего совершают полет по воздуху, что является основным способом распространения вида.

3. Первая настоящая линька происходит после полета и приземления. В дальнейшем ювенильные возрасты кара-курта ведут исключительно оседлый образ жизни до перехода в половозрелую стадию.

4. Начиная с первого возраста, кара-курты при овладевании добычей в совершенстве владеют ядовитым аппаратом; ядовитые железы представляют собою вполне оформившиеся органы.

5. Устанавливается существование для самцов пяти линек и шести возрастов, для самок семи линек и восьми возрастов.

6. Форма и окраска пятен брюшка претерпевают ряд последовательных изменений, не являясь специфичными для определенного возраста.

Литература

1. Власов Я. П., Паукообразные из гор окрестностей Ашхабада, Сб. «Проблемы паразитологии и фауны Туркмении», АН СССР, 1937.— 2. Мариковский П. И., Ядовитый паук кара-курт, дисс., 1941 (рукопись).— 3. Мориц Л. Д., Несколько слов о кара-курте, Любитель природы, т. IX, № 12, 1914.— 4. Мориц Л. Д., Об окраске личиночных возрастов и половозрелой самки кара-курта, Любитель природы, т. X, № 12, 1915.— 5. Мориц Л. Д., Биологические наблюдения над кара-куртом, Тр. Ставр. с.-х. ин-та, т. I, Зоология, № 19, 1922.— 6. Россиков Е. Н., Ядовитый паук кара-курт, Тр. Бюро по энтом. Уч. ком. земл. и гос. имуществ, т. V, № 2, 1904.— 7. Фаусек В. А., Отложение гуанина у пауков, Зап. Имп. Ак. Наук, т. XXIV, № 3, 1909.— 8. Щербина А. С., Сыворотка как лечебное средство при укусах кара-курта, Тр. Бюро по энтом. Уч. ком. Гл. упр. земл., т. IV, № 4, 1903.— 9. D'Amour F. E., Becker F. E. and van Riper V., Black widow spider, Quarterly Review of Biology, II, Baltimore, 1936.— 10. Cambridge, On the spider of the genus Latrodectus Walck., Proc. of the Zool. Soc. of London, Vol. I, P. II, 1902.— 11. Köppen Fr. Th., Über einige in Russland vorkommende giftige und vermutlich giftige Arachniden, Beiträge zur Kenntnis des Russ. Reiches, B. IV, 1881.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXVI 1947 ВЫП. 6

ДИАПАУЗА И РАЗВИТИЕ КУКОЛОК КИТАЙСКОГО ДУБОВОГО ШЕЛКОПРЯДА (ANTHERAEA PERNYI GUER.)

Е. Х. ЗОЛОТАРЕВ

Институт зоологии Московского государственного университета

Термин «диапауза» происходит от греческого слова διαπαύομαι — прекращаю, делаю перерыв (имеется в виду — в развитии). О диапаузе говорят, когда, например, в яйце тутового шелкопряда (Bombyx mori) на определенном этапе эмбрионального развития при вполне благоприятных окружающих условиях на длительный срок прекращаются ясно различимые морфологические изменения в зародыше (эмбриональная диапауза); когда, достигнув взрослого состояния, гусеница кукурузного мотылька Pyrausta nubilalis Hb. не окукливается, а идет на зимовку, хотя в окружающей природе налицо все возможности для ее окукления (личиночная диапауза); когда куколка дубового шелкопряда (Antheraea pernyi) в положенный срок не дает бабочки (куколочная диапауза); когда осенняя самка малярийного комара (Anopheles maculipennis), приняв порцию крови, не развивает яичников, как это делают самки в течение лета (имагинальная диапауза). Общим во всех этих случаях является то, что при оптимальных условиях для очередной стадии развития последняя в положенный срок не осуществляется: яйцо B. mori не дает гусеницы, гусеница P. nubilalis не превращается в куколку, из куколки A. pernyi не выходит бабочки, у взрослого A. maculipennis не образуются яйца. Наступление следующей фазы онтогенеза (личинки, куколки, imago или половозрелости) оттягивается. Такая оттяжка во времени в прохождении организмом следующего этапа развития может быть следствием двух причин: либо «торможения», «замедления», «приостановки», «остановки» и тому подобного процесса развития данного организма, либо вклинения в его развитие какой-то дополнительной стадии, часто необязательной для онтогенеза других особей того же вида.

Вся имеющаяся литература рассматривает диапаузу как остановку или задержку развития организма. Как остановку в развитии диапаузу определяют Кожанчиков [9], Эмме [12], Иванов [5], Калабухов [6], Поярков [11]; как приостановку развития — Иванов [4]; как задержку в развитии — Кашкаров [7]; как торможение развития — Беклемишев [1] и т. д. В настоящей работе мы ставим целью выяснение вопроса, насколько справедливо такое общепринятое понимание диапаузы.

Если диапауза представляет собой остановку, задержку или торможение развития организма, то вполне логично отрицание всякой зависимости ее продолжительности от внешних условий. От условий окружающей среды может зависеть скорость процесса (развития): при одних условиях процесс может итти быстрее, при других — медленнее, при третьих — совсем приостанавливаться. Остановка же или задержка развития (процесса) не может ни ускоряться, ни замедляться, ни тем более

приостанавливаться. Именно поэтому В. Н. Беклемишев [1], определяющий диапаузу для imago A. maculipennis как торможение развития, считает, что «раз возникнув, она сама собой по истечении известного срока ликвидируется». Ликвидация диапаузы «сама собой» предполагает, что это должно произойти при любых условиях вне зависимости от них, а лишь «по истечении известного срока». Такая постановка вопроса об отсутствии связи диапаузы, трактуемой как торможение или остановка развития, с условиями внешней среды вполне последовательна. Однако несколько дальше мы находим у этого автора прямо противоположное утверждение: «продолжительность времени, необходимая для изжития диапаузы, зависит от температуры окружающей среды». Диапауза изживается, по мнению Беклемишева, «тем скорее, чем выше температура». Заметим, что это положение никак не вяжется с предыдущим — оно прямо противоположно и тому, что диапауза может ликвидироваться «сама собой по истечении известного срока», вне зависимости от окружающих условий, и тому, что она является «торможением развития».

Это противоречие между определением диапаузы и утверждением относительно зависимости скорости ее изживания от температуры мы находим и у других авторов. Например Калабухов [6] отмечает, что «содержание насекомых в состоянии диапаузы при высокой температуре несколько сокращает длительность диапаузы», а их охлаждение «в состоянии диапаузы ниже той температуры, при которой может происходить развитие, т. е. до +10°—0°, действует ...совершенно специфически, уничтожая причину, вызывающую диапаузу».

Биологический процесс характеризуется зависимостью его скорости от окружающей температуры. Биологические процессы имеют температурный оптимум, при котором скорость данного процесса оказывается наибольшей; выше и ниже оптимальной температуры скорость процесса постепенно снижается, наступает его замедление и, наконец, полная остановка. Указание Беклемишева [1] и Калабухова [6] на то, что скорость изживания диапаузы возрастает с повышением температуры, в которой находится диапаузирующий организм, свидетельствует о том, что в данном случае мы имеем дело с процессом (диапаузы), а не с остановкой процесса развития насекомого. Правда, утверждение Беклемишева [1], что диапауза изживается «тем скорее, чем выше температура», характеризует диапаузу не как биологический процесс, а скорее как процесс физический или химический, для которого совсем не обязательно наличие температурного максимума скорости. То же самое констатирует и Калабухов [6], когда он отмечает, что «содержание насекомых... при высокой температуре несколько сокращает длительность диапаузы», т. е. увеличивает ее скорость. Такая физико-химическая (а не биологическая) трактовка зависимости диапаузы от температуры у этих авторов не случайна. Она основывается на недостаточности фактических экспериментальных данных по этому вопросу и вытекает из ошибочного отрицания за диапаузой свойств биологического процесса развития организма, из трактовки ее как остановки или торможения этого развития и, помимо этого, из того, что причиной диапаузы признается что-то особое, не свойственное развитию организма. Бодайн (Bodine [12]), полагающий, что диапаузу насекомых вызывает особый фактор *x*, считает его каким-то химическим, физико-химическим или физико-генетическим агентом. Поэтому, наблюдая увеличение скорости диапаузы при температурах, при которых обычно не идет метаморфоз или эмбриональное развитие (+10—0° С), данный автор склонен объяснять это тем, что при низкой температуре якобы происходит разрушение веществ, накопление которых вызывает остановку в развитии организма. Такое признание за диапаузой свойств какого-то физико-химического или химиче-

ского процесса мы находим и у многих других авторов. Лозина-Лозинский [10] рассматривает диапаузу как процесс повышения в организме насекомого коллоидально связанной воды. Кожанчиков [8] видит в диапаузе период химического дозревания организма (?!) и т. д.

Все эти авторы, характеризуя диапаузу как остановку или задержку в развитии, смотрят на нее как на тот или иной физико-химический или химический процесс, строго отграничивая его от биологического процесса развития насекомого, его онтогенеза.

Однако имеется и ряд других наблюдений, позволяющих иначе подойти к разрешению вопроса о соотношении диапаузы и развития у насекомых. Например, Таунсенд (Tawnsend [13]) считает, что важнейшим фактором в прекращении диапаузы у яблонной плодожорки является реадсорбция воды тканями, и отмечает, что в покоящемся насекомом происходит какой-то процесс, который идет быстрее всего при температуре +10° С. Здесь уже не просто устанавливается связь скорости диапаузы с температурой, а указывается определенная температура, которая является оптимальной для процесса диапаузы.

Для выяснения характера зависимости скорости диапаузы от температуры нами были проделаны следующие опыты над куколками китайского дубового шелкопряда (Antheraea pernyi). Диапаузирующие куколки партиями помещались в камеры с температурой —5, —2, 0, +2, +10, +15, +20° и +25°. По прошествии определенного срока из этих партий брались пробы по 20 куколок в каждой, которые переносились затем в условия, оптимальные для следующей за диапаузой стадии развития куколки — ее метаморфоза. По продолжительности последующего развития особей мы могли судить о том, окончилась ли диапауза у куколок к моменту взятия пробы из камеры. Те особи, у которых окончилась диапауза к моменту взятия их из камер, давали бабочек в срок, соответствующий продолжительности метаморфоза при данной температуре инкубации. Для особей же, взятых из камер еще с неокончившейся диапаузой, срок пребывания их в инкубации был более долгим, так как такие куколки, прежде чем приступить к метаморфозу, оканчивали диапаузу. В табл. 1 содержатся данные о средней продолжительности и скорости диапаузы куколок при различных температурах.

Зависимость скорости диапаузы куколок китайского дубового шелкопряда от температуры графически изображена на рис. 1. Скорость вы-

Таблица 1

Продолжительность и скорость диапаузы куколок китайского дубового шелкопряда в зависимости от температуры

Температура	Продолжительность (дней)					Скорость (дней)	
	опыт № 1	опыт № 2	опыт № 3	опыт № 4	среднее	абс.	в %
+25°	∞	∞	∞	∞ [2]	∞	1/∞	0
+20°	97	82	—	—	89	1/89	1,1
+15°	81	65	—	—	73	1/73	1,4
+10°	63	44	50	30	47	1/47	2,1
+ 2°	—	—	62	56	59	1/59	1,7
0°	—	—	66	62	64	1/64	1 6
—2°	—	—	71	54 [3]	71	1/71	1,4
—5°	—	—	96 [1]	∞ [2]	96	1/96	1,0

[1] Часть куколок погибла.
[2] Все куколки погибли.
[3] Несколько дефектных коконов.

ражена в проценте продолжительности диапаузы, проделываемой куколкой за одни сутки (%/день). Совершенно отчетливо видно, что наибольшую скорость диапауза куколок дубового шелкопряда имеет при +10° С, повышение и понижение температуры ведет к замедлению процесса диапаузы. При скорости от 1 до 0 имеет место остановка процесса диапаузы и наступает вымирание куколок.

Анализируя наши экспериментальные данные в свете всего вышеизложенного, мы не можем не притти к выводу о том, что диапаузу куколок дубового шелкопряда нельзя рассматривать иначе, как особую стадию биологического процесса развития насекомого, и что определять ее как остановку или задержку развития организма совершенно неправильно.

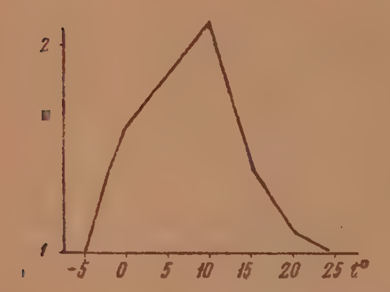


Рис 1. Зависимость скорости диапаузы куколок китайского дубового шелкопряда (v) от температуры (t)

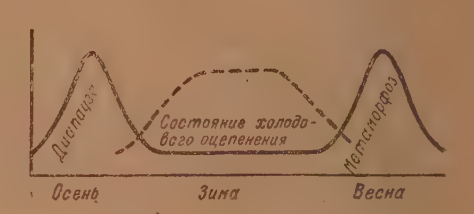


Рис. 2. Схема соотношения стадий развития куколочной фазы китайского дубового шелкопряда, времен года и холодоустойчивости куколки

При всяком процессе происходит образование чего-то нового. Если бы этого не было, мы не могли бы воспринимать процесс, так как только последовательная смена каких-то качественных или количественных изменений и позволяет нам воспринимать то или иное явление как процесс. Напротив, отсутствие всяких изменений в наблюдаемом явлении позволяет воспринимать нам его как остановку движения (процесса), т. е. как противоположность движению (процессу, развитию). Если с этой точки зрения подойти к явлению диапаузы, то мы должны будем констатировать следующее: в начале диапаузы у объекта отсутствует способность к осуществлению следующей стадии развития (у куколок дубового шелкопряда — метаморфоза), в конце же диапаузы или, вернее, после ее окончания, или, еще точнее,— в результате процесса диапаузы объект оказывается способным к немедленному осуществлению следующей стадии (у куколки дубового шелкопряда — метаморфоза). Следовательно, за время диапаузы (в процессе диапаузы) возникло новое и биологически весьма важное качество организма — способность к переходу в следующую стадию развития. Отсюда мы также не можем не сделать заключение о том, что диапауза — биологический процесс, одна из стадий процесса развития, без осуществления которой организм не может начать следующей стадии своего онтогенеза.

Особенностью диапаузы как стадии онтогенеза насекомых является то, что эта стадия не всегда обязательна для всех особей данного вида. Она возникает у одних куколок дубового шелкопряда в результате определенной комбинации внешних условий при предшествующем развитии и отсутствует у других особей (Золотарев [2, 3]).

Являясь первой стадией развития в куколочной фазе дубового шелкопряда, диапауза предшествует метаморфозу. Прежде чем в куколке не окончится процесс диапаузы, не может начаться процесс метаморфоза.

Графически соотношение этих стадий развития куколочной фазы дубового шелкопряда изображено на рис. 2 (сплошная линия).

Диапауза, как и метаморфоз, характеризуется общей для обеих стадий развития невысокой холодоустойчивостью организма, т. е. оба явления имеют общую экологическую характеристику. Холодоустойчивость зимующих куколок дубового шелкопряда возрастает после окончания ими стадии диапаузы (табл. 2).

Таблица 2

Процент осенних куколок дубового шелкопряда, выживших после 20-дневного пребывания при —12° С в период их диапаузы (ноябрь) и после ее окончания (январь — февраль)

Месяц	Коконы из:			Среднее
	Крыма	Украины	Воронежск. обл.	
Ноябрь	5,0	0	0	1,6
Декабрь	25,0	40,0	25,0	30,0
Январь	55,0	60,0	55,0	57,0
Февраль	—	—	—	72,0

Соотношение холодоустойчивости зимующих куколок дубового шелкопряда и стадий их развития — диапаузы и метаморфоза — изображено на рис. 2 (пунктирная линия).

Наличие у куколочной фазы китайского дубового шелкопряда, помимо всегда обязательной стадии метаморфоза, еще и факультативной стадии диапаузы имеет большое биологическое значение. Ее роль особенно наглядно выявляется в годы с теплыми сухими продолжительными осенями, которые как раз характерны для родины этого насекомого — Манчжурии и Сев. Китая. В самом деле: что могло бы получиться с осенними куколками дубового шелкопряда в природе, если бы они не имели диапаузы или если бы ее оптимум совпадал с оптимумом метаморфоза? В этом случае все куколки осенью же дали бы бабочек, потомство которых оказалось бы обреченным на гибель.

Низкий температурный оптимум диапаузы является гарантией того, что при теплой продолжительной осени скорость ее оказывается минимальной, а с похолоданием — ближе к зиме — скорость возрастает и диапауза оканчивается до наступления зимы. С другой стороны, более высокий оптимум метаморфоза, температурный порог которого лишь на несколько градусов ниже оптимума диапаузы (+5° С), сохраняет куколок от преждевременного начала метаморфоза.

Итак, диапауза куколок является адаптацией к осенним, а метаморфоз к весенним условиям жизни дубового шелкопряда в ареале его естественного распространения.

Понимание диапаузы как стадии развития насекомого, помимо принципиально методологического интереса, имеет и большое практическое значение [4]. Рассматривая диапаузу статически как остановку развития, мы не можем ставить перед собой задачи управления ею (например, ускорить или замедлять диапаузу температурой, как это обычно делается с эмбриональным развитием или метаморфозом). Признавая же диапаузу специфической стадией развития организма, вполне логично стремиться овладеть управлением этой стадией, и прежде всего ее скоростью, чтобы регулировать продолжительность диапаузы в соответствии с интересами хозяйственной деятельности человека.

---

[4] Особенно в шелководстве.

Выводы

1. Диапауза куколок китайского дубового шелкопряда (Antheraea pernyi Guer.) есть особая стадия их развития, без прохождения которой зимующие куколки не могут осуществить следующей стадии развития — метаморфоза.

2. При диапаузе и метаморфозе в зимующей куколке происходят процессы, имеющие разные температурные оптимумы и различные пороговые температуры для начала развития куколок в каждой из этих стадий. Наибольшая скорость развития куколки при диапаузе достигается при +10 С, при метаморфозе — при +25° С.

3. Диапауза и метаморфоз характеризуются пониженной холодоустойчивостью куколок в эти периоды подъема активности их физиологических процессов. После окончания диапаузы и до начала метаморфоза отмечается повышение устойчивости зимующих куколок к холоду.

4. Наличие в куколочной фазе дубового шелкопряда двух стадий развития — диапаузы и метаморфоза — имеет большое биологическое значение. Низкий температурный оптимум диапаузы (+10°) является гарантией того, что при теплой продолжительной осени скорость ее оказывается минимальной, а с похолоданием погоды — ближе к зиме — скорость возрастает, и диапауза, как правило, оканчивается до наступления зимы. С другой стороны, более высокий температурный оптимум метаморфоза (+25°), пороговая температура которого лишь на несколько градусов ниже оптимума диапаузы, сохраняет окончивших диапаузу куколок от преждевременного начала метаморфоза осенью, до наступления их зимовки при низких температурах.

5. Диапауза приспособлена к осенним, а метаморфоз — к весенним условиям жизни куколок китайского дубового шелкопряда у него на родине — в Манчжурии и Сев. Китае.

Литература

1. Беклемишев В. Н., Экология малярийного комара, Медгиз, 1944.— 2. Золотарев Е. Х., Материалы по экологии вольтинизма китайского дубового шелкопряда, Зоологический журнал, т. XIX, вып. 4, 1940.— 3. Золотарев Е. Х., О путях управления развитием китайского дубового шелкопряда, Яровизация, № 6/33, 1940.— 4. Иванов П. П., Общая и сравнительная эмбриология, Биомедгиз, 1937.— 5. Иванов П. П., Руководство по общей и сравнительной эмбриологии, Учпедгиз, Л., 1945.—6. Калабухов Н. И., Спячка животных, Биомедгиз, 1936.—7. Кашкаров Д. Н., Экология животных, 1938.— 8. Кожанчиков И. В., Роль бескислородных процессов в личиночной диапаузе некоторых представителей насекомых, ДАН СССР, II, IV, 3—4, 1935.— 9. Кожанчиков И. В., О нижнем термическом пределе процессов развития насекомых, ДАН СССР, нов. сер., т. LI, № 3, 1946.— 10. Лозина-Лозинский Л. К., Холодоустойчивость и анабиоз у гусениц кукурузного мотылька, Зоологический журнал, т. XVI, вып. 4, 1937.— 11. Поярков Э. Ф., Шелководство, Сельхозгиз, 1940.—12. Эмме А. М., Диапауза у насекомых, Усп. совр. биол., т. XVIII, вып. 1, 1944.—13. Bodine J. H., Hibernation and diapause. III. Diapause a theory of its mechanism, Physiol. Zool., 5, No. 4, 1932.—14. Tawnsend M. T., The breaking up of hibernation in the codling moth, Ann. Ent. Soc. of Am., 19.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXVI 1947 ВЫП. 6

ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПРОПОРЦИЙ ТЕЛА У ПАВИАНОВ-ГАМАДРИЛЛОВ

(*Материалы к изучению развития приматов*)

В. П. ЯКИМОВ

Естественно-научный институт им. Лесгафта (Ленинград)

I. Введение

Разнообразные экологические условия обитания приматов непосредственно или коррелятивно накладывают отпечаток на строение их тела. Среди приматов, большинство которых является преимущественно древесными животными, встречаются также некоторые виды, ведущие наземный образ жизни.

Древесным и наземным видам приматов присущи различные типы локомоций. У древесных форм мы находим самые разнообразные способы передвижения по ветвям деревьев: от медленного осмотрительного лазания, как у лори (Nycticebus), или, наоборот, быстрого бегания и прыжков с ветки на ветку, как у многих древесных мартышек (Cercopithecus), и до высокоспециализированной «брахиации» у гиббонов (Hylobates). Среди наземных форм приматов типично четвероногое хождение присуще павианам (Papio).

К различным типам локомоции в первую очередь приспособляются конечности, которые приобретают адаптивное морфологическое и анатомическое строение. Подробный анализ приспособительных типов конечностей у приматов сделан О. Абелем (Abel [6]). По характерным видам локомоции Абель установил 17 основных типов конечностей, из числа которых он по строению кисти и стопы выделяет шесть крайних типов. Одним из крайних типов у древесных форм является кисть с удлиненными пальцами и с очень слабым большим пальцем у гиббонов или с его полным отсутствием у паукообразных обезьян (Ateles). Противоположным типом является кисть наземных павианов.

Осуществление различных типов локомоции возможно только при определенных пропорциях тела. В силу этого анатомическое исследование строения тела обезьян необходимо дополнить изучением соотношения различных частей тела, отмечая при этом черты адаптации к среде обитания в типе пропорций тела. Наряду с изучением уже установившихся пропорций тела, специфических для данной группы приматов, нужно также исследовать развитие этих пропорций в онтогенезе, выяснить пути формирования пропорций и процессы, управляющие формированием. Сравнительное изучение индивидуального развития различных групп приматов дает возможность установить темпы роста отдельных частей тела, специфичные для каждой из сравниваемых групп, и выяснить последовательность расхождения признаков в онтогенезе, устанавливая при этом эволюционные закономерности этого расхождения.

Стремление получить данные для лучшего исследования процесса антропогенеза толкнуло исследователей на путь изучения пропорций тела приматов, пользуясь методом измерения отдельных частей тела, вычисления соответствующих индексов и срав-

нения этих индексов с установленными для человека, чтобы выяснить степень родства его с тем или иным видом приматов. Поэтому ранние работы по пропорциям тела обезьян проведены главным образом на представителях семейства высших или человекообразных обезьян [7, 15 и др.]. Все эти исследования были проведены на единичных экземплярах. Существенным недостатком этих работ является отсутствие достаточно точного описания техники измерения. Очень полной является работа Моллисона (Mollison [13]), в которой автор на большом материале трупов высших и низших обезьян дает подробный обзор некоторых пропорций тела. В этом исследовании устанавливаются пять типов пропорций, характерных для различных видов локомоции. Моллисон дает очень подробное описание методики исследования.

Перечисленные выше работы были проведены главным образом на трупном и скелетном материале. Исследований, сделанных на живых животных, очень немного. Именно, антропоидов (шимпанзе) исследовали Бингем (Bingham [7]) и Якобсен (Jacobsen [10]), низших обезьян — Лешли (Lashley [11]), Фоли (Foley [8]) и Шульц (Schultz [9, 15]).

Более изученными по сравнению с другими группами обезьян являются антропоиды и некоторые представители рода макаков. Среди многих групп узконосых обезьян, развитие которых почти не освещалось научными исследованиями, находится и род павианов (Papio). О развитии этих животных, если не считать ряда сведений, приводимых в указанных работах Моллисона [13] и Шульца [15], мы в настоящее время не имеем сколько-нибудь полных работ. Интересные исследования павианов произведены Моллисоном, к сожалению, на очень малочисленном трупном материале (16 особей различных размеров тела). Тем же недостатком страдает и работа Шульца.

Тщательное изучение индивидуального развития павианов позволит выявить развитие ряда признаков адаптации этих животных к наземной жизни и проявление этих признаков на различных стадиях онтогенеза. Для павианов характерны значительная половая и возрастная изменчивость в процессе индивидуального развития, изучение которых представляет большой интерес.

Настоящая работа представляет собой попытку изучения развития пропорций тела одного из многочисленных представителей рода павианов — вида павиана-гамадрилла.

II. Материал и метод

Работа по измерениям была выполнена на Биологической станции Академии медицинских наук СССР (Сухуми). Всего было исследовано 102 особи, подробное распределение которых по видам, полу и возрасту указано в табл. 1, 2 и 3.

Таблица 1

Количество исследованных особей

Виды	Самцов	Самок	Всего
Павиан-гамадрилл	55	36	91
Павиан-сфинкс	1	3	4
Макак-резус	4	1	5
Гибрид яванского макака (♂) с формозским макаком (♀)	1	1	2

Таблица 2

Распределение исследованных особей павианов-гамадриллов по возрастам

Пол	Возраст: новорожденный	дней: 6	дней: 18	месяцев: 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Самцы	1	—	—	2	5	2	3	2	2	1	3	4	2	5
Самки	—	1	1	1	1	2	1	4	4	2	2	3	2	1
Всего	1	1	1	3	6	4	4	6	6	3	5	7	4	6

Пол	Возраст (месяцев)													
	12	16	17	18	20	21	22	24	30	31	42	78	93	прибл. 120
Самцы	2	2	2	—	1	2	3	3	4	—	—	—	1	3*
Самки	2	3	—	1	—	—	—	2	—	1	1	1	—	—
Всего . . .	4	5	2	1	1	2	3	5	4	1	1	1	1	3*

Таблица 3

Распределение исследованных особей других видов по возрастам

Павиан-сфинкс					Макак-резус						Гибриды (м. яванский × × м. формозский)		
Пол	Возраст (месяцев)				Пол	Возраст (месяцев)					Пол	Возраст (месяцев)	
	9	16	31	37		7	8	9	34	?		16	23
Самцы .	—	1	—	—	Самцы . .	1	—	1	1	1*	Самцы . .	1	—
Самки .	1	—	1	1	Самки . .	—	1	—	—	—	Самки . .	—	1
Всего .	1	1	1	1	Всего . .	1	1	1	1	1*	Всего . .	1	1

Из общего числа исследованных животных 96 особей — обезьяны, родившиеся в питомнике, а остальные четыре особи — привозные животные без указания возраста (помечены в таблицах звездочками).

Программа измерений была составлена на основании работ Шульца [14] и Моллисона [13] с некоторыми дополнениями. Измерительными инструментами служили: мартиновский штангенциркуль, скользящий циркуль, толстотный циркуль и стальная однометровая лента. Обработка материала включала в себя вычисление различных пропорций, большей частью заимствованных из указанных работ Шульца и Моллисона.

При обработке цифрового материала общая длина конечностей вычислялась путем суммирования отдельных измерений сегментов конечностей. Таким образом: 1) вся длина передней конечности = длине плеча + длина предплечья + длина кисти; 2) вся длина задней конечности = длине бедра + длина голени + высота стопы.

Незначительное количество особей (2—3), приходящихся на единицу времени (1 месяц), не позволило произвести биометрическую обработку материала, поэтому мы вынуждены все данные по измерениям дать в виде арифметических средних, полученных из индивидуальных измерений.

При обработке материала показатели по измерениям самцов обрабатывались отдельно от показателей самок и представлены в виде отдельных кривых.

Половозрелые самцы Papio hamadryas представлены четырьмя особями, из которых три — привозные животные, с приблизительным определением возраста в 120 месяцев, и один самец, родившийся в питомнике, возраст которого равен 93 месяцам. Во всех кривых они объединены в группу половозрелых самцов.

Количество охваченного материала и в связи с этим степень его использования позволяют нам считать проделанное исследование лишь первым этапом в изучении возрастных изменений пропорций тела у гамадриллов.

За сделанные указания по линии литературы, методики и обработки материала автор выражает благодарность Б. С. Матвееву, М. Ф. Нестурху, П. В. Бочкареву и Н. Ю. Войтонису.

III. Изменение пропорций тела в процессе роста

Гамадриллы, являющиеся типичными наземными обезьянами, отличаются рядом приспособительных особенностей строения тела. В отличие от стройных длиннохвостых мартышек, мангобеев и других чисто древесных форм приматов, гамадриллы обладают тяжелым, массивным телом. Хвост у гамадриллов относительно короткий.

У древесных обезьян передние конечности характеризуются длинными кистями с длинными тонкими пальцами и тонкими сводчатыми ногтями. Большой палец относительно мал. Особенно слабо развит большой палец у чисто древесных специализированных форм приматов, передвигающихся по ветвям с помощью «брахиации» — перебрасывания с ветки на ветку на передних конечностях (гиббоны, паукообразные обезьяны, оранг-утаны). Большой палец, не играющий при этом способе локомоции почти никакой роли, у некоторых обезьян даже не развивается совсем (Ateles) или развит в очень малой степени (Hylobates, Simia). У гамадриллов кисть укорочена; короткие и толстые пальцы вооружены крепкими, частью когтевидными ногтями. Большой палец сравнительно хорошо развит.

Такое же различие, зависящее от образа жизни приматов, мы находим в строении лицевого отдела черепа древесных и наземных форм приматов. Такие древесные обезьяны, как мартышки (Cercopithecus), тонкотелы (Semnopithecus), толстотелы (Colobus), обладают укороченным лицевым отделом и слаборазвитой зубной системой.

Макаки, ведущие частью наземный, частью древесный образ жизни, имеют более развитой лицевой отдел, достигающий особенного развития у макака-лапундера, живущего преимущественно на земле.

Павианы-гамадриллы, как представители типичной наземной группы приматов, отличаются сильноразвитым лицевым отделом черепа, который вытянут у них в виде собачьей морды. Хорошо развитые удлиненные челюсти вооружены крупными зубами.

Описываемые черты строения присущи взрослым павианам. Молодые особи отличаются в строении своего тела от взрослых животных. В процессе постэмбрионального развития происходят изменения пропорций тела, к описанию которых мы и переходим.

Описание возрастных изменений пропорций тела изложено в последовательности, которая, как нам кажется, наиболее ярко характеризует процесс этих изменений у павианов-гамадриллов. В связи с этим описание произведено по отделам, расположенным в следующем порядке: 1) пропорции туловища, 2) пропорции конечностей, 3) пропорции головы.

1. Пропорции туловища

На рис. 1 изображена кривая роста передней длины тела — основного измерения, в процентах которого при вычислении пропорций берутся почти все измерения отдельных частей тела приматов.

Передняя длина тела новорожденного самца гамадрилла равна 103 мм, а шестидневной самки — 112 мм, что почти совпадает с аналогичными данными Моллисона, указывающего переднюю длину тела новорожденной самки гамадрилла равной 105 мм.

Средняя передняя длина тела исследованных нами четырех половозрелых самцов гамадриллов равна 337 мм (351—407 мм), а двух половозрелых самок — 314,5 мм (287—342 мм). Наиболее быстрый рост передней длины тела отмечается у обоих полов в течение первых шести месяцев, что совпадает с периодом лактации. В дальнейшем рост происходит с меньшей скоростью и довольно равномерно, немного ускоряясь у самцов в возрасте около пяти лет (рис. 1). Повидимому, это явление может быть связано с наступающей в этом возрасте половой зрелостью. Быстрый рост детенышей в период лактации и самцов во время полового созревания сопровождается и быстрым увеличением веса [5].

Относительная ширина таза (ширина таза в процентах передней длины тела) у молодых особей, начиная с трех месяцев, показывает некоторую тенденцию к отставанию в росте от передней длины тела;

затем у половозрелых особей снова можно отметить новое повышение индекса. Относительная ширина таза у новорожденного самца составляет 33,9 (самка — 33,0), у шестимесячного самца — 30,1 (у шестимесячной самки — 30,9), у двенадцатимесячного самца тот, же индекс равен 31,0 (двенадцатимесячной самки — 30,9); у половозрелых особей соответственно 34,2 (самец) и 33,5 (самка).

Ширина плеч относительно передней длины тела дает в ходе онтогенетического развития гамадриллов мало заметные изменения. Только в период от двух до шести месяцев можно отметить некоторое повышение индекса, после чего отмечается его понижение и неизменяемость вплоть до половозрелости. Колебания индексов после шести месяцев не носят общей закономерности, а имеют случайный характер индивидуальных вариаций.

Характерную картину отставания в росте от передней длины тела, особенно в первые месяцы жизни гамадрилла, представляет ширина бедер. Относительная ширина бедер (ширина бедер в процентах передней длины тела) у новорожденного самца равна 51,5 (у шестидневной самки — 51,8). Уже к четвертому месяцу своей жизни детеныш (самец) имеет относительную ширину бедер почти равной той же ширине у взрослых особей (самец). Средняя ширина бедер у четырех самцов четырехмесячного возраста равна 41,8, средний же индекс для четырех половозрелых самцов равен 42,4. После четырех месяцев у самцов и у самок можно отметить некоторое отставание в росте ширины бедер от передней длины тела. Как уже отмечалось

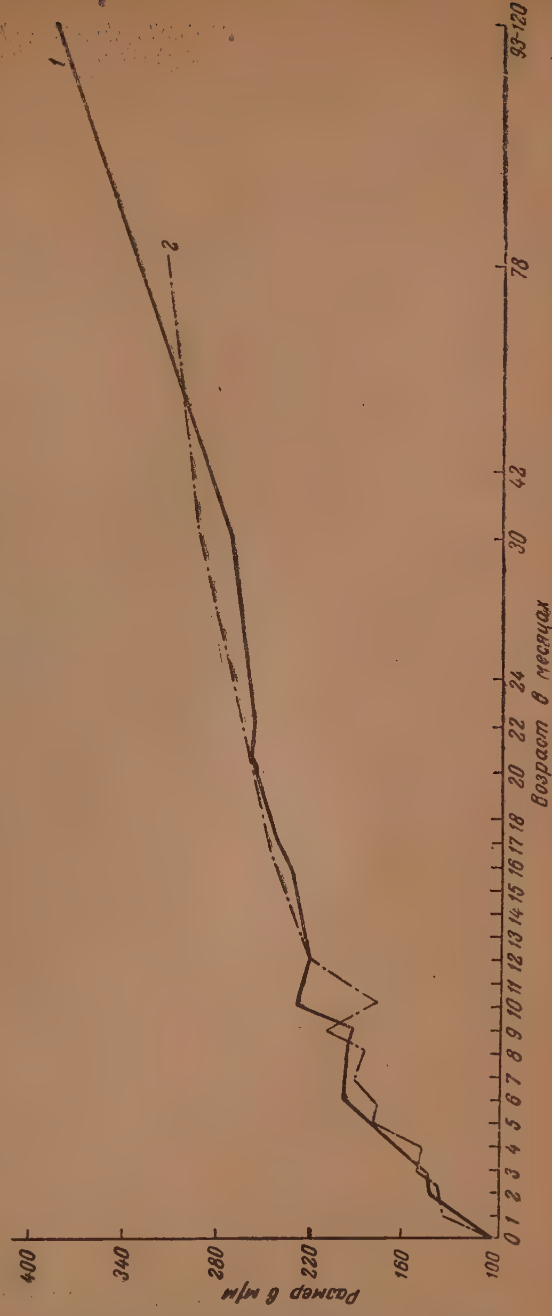


Рис. 1. Кривая роста передней длины тела павианов-гамадриллов. *1*—самцы, *2*—самки

выше, отставание в росте ширины таза отмечается также начиная с четырех месяцев. Таким образом, после четырех месяцев происходит отставание в росте обеих широтных величин в заднем отделе туловища.

На основании краткого обзора возрастного изменения основных пропорций туловища можно заключить, что наиболее быстрое формирование пропорций тела, характерных для взрослых гамадриллов, происходит в течение первых трех месяцев постэмбриональной жизни детеныша. После этого срока изменение пропорций туловища протекает более медленно.

Обращает на себя внимание возрастное изменение пропорций плеч и бедер. Детеныши, примерно в течение месяца после рождения, имеют плечи более узкие, чем бедра, а затем соотношение меняется, и до самой половозрелости плечи у гамадриллов остаются шире бедер.

В исследовании Шульца [15], проведенном на трупах приматов, указано, что плечи у взрослого самца гамадрилла у́же, чем бедра (относительная ширина плеч — 37,1, относительная ширина бедер — 42,2). Но наша работа не подтверждает приведенных данных Шульца. Все исследованные в настоящей работе 88 особей гамадриллов обоего пола в возрасте от двух до 120 месяцев имели плечи более широкие, чем бедра.

Явление изменения соотношения ширины плеч и бедер во время роста требует объяснения, которое можно найти при рассмотрении некоторых особенностей образа жизни гамадриллов и при сопоставлении их с биологией некоторых других видов приматов.

Гамадриллы, представляющие собой обитателей скалистых гор, при лазании по скалам пользуются передними конечностями, на которых подтягивают свое тяжелое тело. Как можно было наблюдать в Сухумском питомнике, гамадриллы неоднократно применяли этот способ лазания, выбираясь по каменной стене из вольеры. При спуске вниз по склону горы тяжесть всего тела переносится на передние конечности и вместе с тем на плечевой пояс. В поисках пищи гамадриллы очень часто передними конечностями переворачивают камни, под которыми скрываются различные насекомые, или вырывают из земли луковицы различных растений. Безусловно, все перечисленные выше факторы вызывают сильное развитие именно плечевого пояса, а не бедер.

Из других низших узконосых обезьян более широкие плечи по сравнению с бедрами имеет магот (Macacus sylvanus), ведущий также наземный образ жизни и тем же способом добывающий себе пищу. Шульц [15] дает следующие показатели относительной ширины плеч и бедер у магота: относительная ширина плеч 37,7, относительная ширина бедер — 35,3. Более широкие бедра, чем плечи, наблюдаются у представителей различных родов обезьян, ведущих преимущественно древесный образ жизни. Главным типом локомоции у них являются прыжки с ветки на ветку, иногда на значительное расстояние, причем для отталкивания употребляются более длинные и более сильные задние конечности. Одинаковый тип локомоции выработал у представителей различных родов обезьян сходные пропорции.

Бо́льшая ширина бедер по сравнению с шириной плеч у новорожденных гамадриллов (что сближает их с древесными видами обезьян) и обратное соотношение у взрослых гамадриллов, являющихся наземными животными, позволяет предполагать, что более сильное развитие плечевого пояса у взрослых животных есть признак, вторично приобретенный при смене предками гамадриллов древесного образа жизни на наземный.

Характерно, что некоторые виды макаков, ведущих полуназемный образ жизни, имеют плечи шире бедер. Например, у макака-резуса относительная ширина плеч у самца — 35,8, а относительная ширина бедер — 34,1; у самки соответственно 32,3 и 32,7 (Шульц [9]).

В течение первых четырех месяцев жизни детеныша гамадрилла наблюдается резкое уменьшение относительной длины всей конечности, т. е. длины передней конечности в процентах передней длины тела. В дальнейшем не наблюдается значительных изменений в индексах (табл. 4).

Таблица 4

Возраст	Индекс	
	Самцы	Самки
Новорожденный	180,6	166,9
Детеныш шести месяцев . . .	136,8	129,4
Взрослые	135,4	131,6

Брахиальный индекс (длина предплечья в процентах длины плеча) также испытывает резкое падение в первые месяцы, но затем почти не изменяется до половозрелости.

Уменьшение относительной длины кисти, т. е. длины кисти в процентах передней длины тела, продолжается в течение всего периода роста. Очень резкое уменьшение происходит в первые месяцы, после чего отставание в росте происходит не так разительно, но все же заметно (рис. 2).

Характерную картину отставания роста кисти от увеличения передней длины тела дает сопоставление индексов новорожденного и взрослых самцов гамадриллов: новорожденный — 57,3, взрослые (среднее для четырех экземпляров) — 27,5. Кисть относительно передней длины тела укоротилась более чем вдвое.

Если принять всю длину передней конечности за 100% и проследить изменение процентного соотношения между тремя ее основными отрезками — плечом, предплечьем и кистью, то можно отметить почти полную неизменяемость в соотношениях плеча и предплечья после первого месяца. Кисть же в процессе роста укорачивается на 10% у самцов и на 8% у самок, причем укорочение происходит в течение долгого срока постэмбриональной жизни животного.

В отношении большого пальца руки отмечается некоторая тенденция к более интенсивному росту по сравнению с ростом кисти в длину. Относительная длина большого пальца руки (длина большого пальца в процентах длины кисти) у новорожденных равна: у самца — 20,3, у самки — 21,4, а у половозрелых особей — 25,1 и 23,0, соответственно. Наблюдается некоторое сходство в индексах у детенышей гамадриллов и у взрослых макаков-резусов. Взрослые макаки-резусы — обезьяны, ведущие древесный образ жизни,— имеют аналогичный индекс, равный 20,5. Но подобное сходство в индексах без детального исследования дополнительного материала обсуждаться не может.

Так же как и передние конечности, в течение первых месяцев после рождения задние конечности испытывают отставание в росте от передней длины тела. В последующее время индекс почти не изменяется. Круральный индекс (длина голени в процентах длины бедра) в постэмбриогенезе не показывает сколько-нибудь закономерных изменений. Таким образом, проксимальные отделы ноги, так же как и соответствующие отделы передней конечности, во время роста испытывают друг относительно друга незначительные изменения.

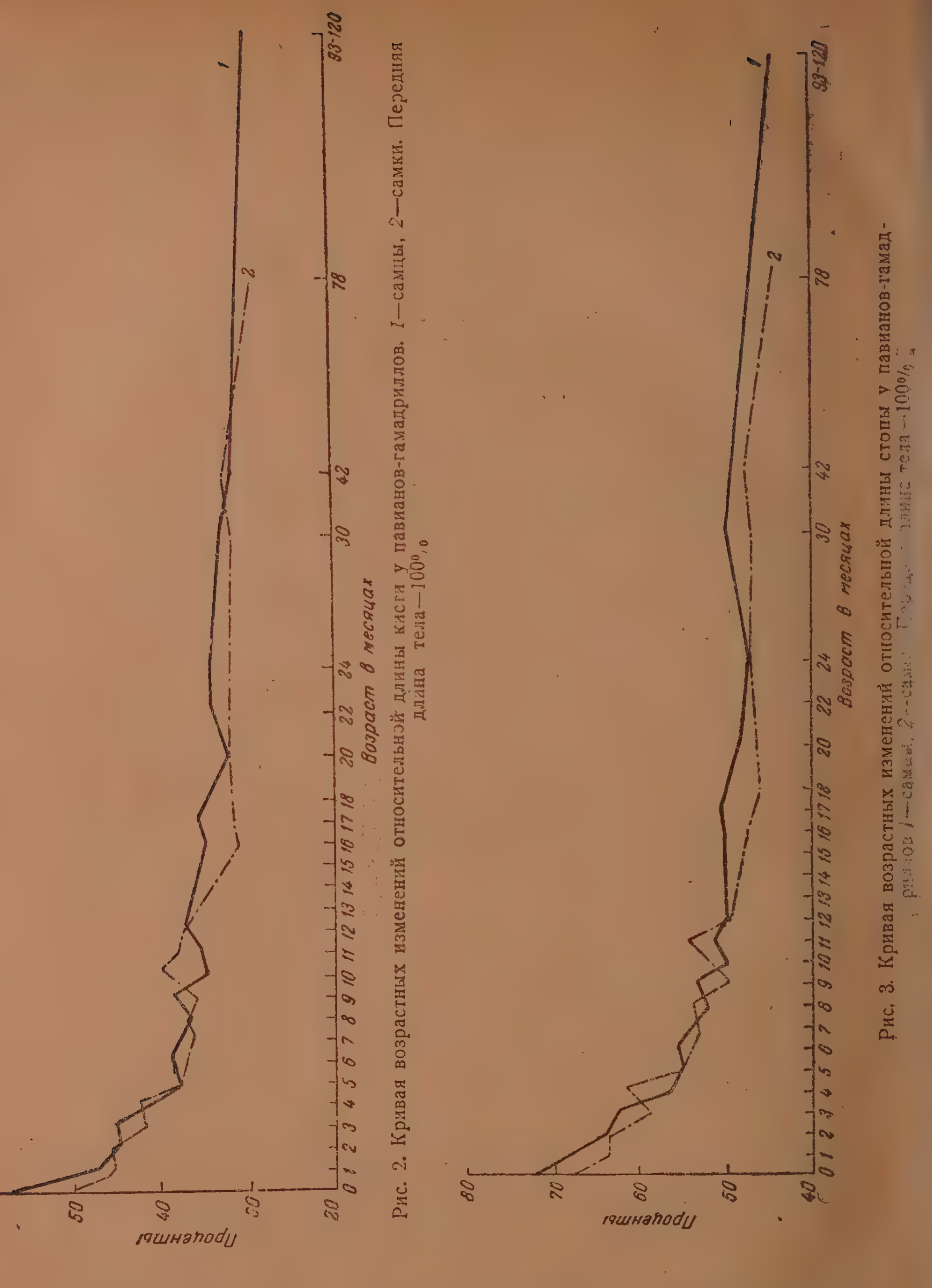


Рис. 2. Кривая возрастных изменений относительной длины кисти у павианов-гамадриллов. 1—самцы, 2—самки. Передняя длина тела—100%

Рис. 3. Кривая возрастных изменений относительной длины стопы у павианов-гамадрилов 1—самцы, 2—самки. Передняя длина тела—100%

Наиболее значительные изменения в процессе постэмбриогенеза происходят в дистальном отделе задних конечностей. Отставание в росте стопы от передней длины тела достигает 28% у самцов и 22% у самок. Относительная длина стопы (длина стопы в процентах передней длины тела) равна у новорожденных — 72,8 (самец), 66,9 (самка); у полово-

зрелых — 44,9 и 44,5 (рис. 3). Рост стопы отстает также от роста бедра и голени. Процентное соотношение бедра и голени в процессе роста почти не изменяется. В то же время процентное отношение длины стопы к общей длине конечностей с возрастом падает на 7% для самцов и на 6% для самок.

Относительная длина большого пальца (длина большого пальца в процентах длины стопы) не изменяется в течение периода роста.

Сравнивая изменение соотношения передних и задних конечностей между собою путем вычисления интермембрального индекса, т. е. длины передней конечности в процентах длины задней, можно сказать, что отставание в росте передней конечности более значительно, чем в росте задней. Индекс, характерный для взрослых животных, устанавливается в возрасте двух-трех месяцев. После этого возраста он не дает сколько-нибудь значительных групповых возрастных изменений, но сильно варьирует у отдельных особей (минимум — 114,9, максимум — 123,1, самцы). Средний индекс для четырех исследованных взрослых самцов — 114,9, для двух самок — 116,0. Эти данные совпадают с данными Шульца [15], указывающего индекс 114,8 для взрослых самцов гамадриллов.

Моллисон [13] в своем исследовании отмечает, что в процессе роста нельзя уловить никакого изменения интермембрального индекса у гамадриллов. Это заключение, противоречащее полученным в настоящей работе данным, находит себе объяснение в том, что Моллисон при вычислении интермембрального индекса брал только проксимальные сегменты конечностей (плечо + предплечье в процентах длины бедра + длина голени), не дающие в онтогенезе заметных изменений.

Описание возрастных изменений конечностей позволяет притти к следующим выводам.

Пропорции конечностей изменяются в процессе индивидуального развития значительно сильнее, чем туловище, причем наибольшее изменение испытывают передние конечности. Процесс возрастного изменения пропорций конечностей проходит в первые два-три месяца очень резко, а затем интенсивность его понижается. В конечностях наименее значительные изменения протекают в проксимальных сегментах (плечо, предплечье, бедро, голень). Дистальные сегменты (кисть и стопа) изменяются в продолжение всего периода роста. Последнее явление требует детального рассмотрения.

Кисть, служащая у древесных форм органом хватательным при лазании по ветвям, у гамадриллов превратилась в орган, служащий для опоры тяжелого тела при ходьбе и лазании по скалам. В силу этого изменения функции кисть в процессе эволюции, несомненно, изменила анатомическое строение, и пропорциональное соотношение ее с другими сегментами передней конечности стало иным. Это изменение пропорций сказывается (как это видно было из описания пропорций конечностей) в онтогенетическом развитии гамадриллов. Новорожденный гамадрилл имеет кисть, устроенную более грацильно, чем кисть взрослых животных. Длинная, с тонкими пальцами, с плоскими ногтями на них и с относительно коротким большим пальцем кисть детеныша гамадрилла приближается больше к кисти древесных обезьян. Выше приводились индексы длины большого пальца, которые, несмотря на незначительный материал, все же подчеркивают это сходство.

Сравнивая возрастное изменение процентного соотношения сегментов передней конечности у наземных гамадриллов и у макаков-резусов, ведущих преимущественно древесный образ жизни, можно отметить общий для обоих видов процесс относительного укорочения кисти в постэмбриогенезе. Кривая на рис. 4 отображает этот процесс у самцов названных выше животных. У представителей обоих видов относительная длина кисти при рождении почти одинакова, и только в процессе

дальнейшего роста, в возрасте около четырех месяцев, наблюдается характерное расхождение признаков. У наземных форм — павианов — отставание в росте кисти относительно других отделов передней конечности более ярко выражено и относительное укорочение достигает 8—10%, тогда как аналогичное укорочение кисти у древесных форм — макаков — равно только 4—5%. Таким образом, взрослый павиан имеет относительно более короткую кисть, чем макак-резус.

Сопоставление изменения процентного соотношения сегментов задней конечности во время роста у тех же макаков-резусов (самцы) и павианов-гамадриллов (самцы) показывает относительное укорочение стопы, аналогичное укорочению кисти, но выраженное в меньшей степени. Этот процесс идет одинаково у обоих видов.

Таким образом, изменяется тот отдел конечности, на который больше всего влияет среда обитания и который, в силу естественного отбора получает адаптивные строение и пропорции. Вследствие того, что дистальный отдел передних конечностей (кисть) при лазании по деревьям имел большее значение, как хватательный орган, чем дистальный отдел задних конечностей (стопа), этот первый отдел и претерпевает бо́льшие онтогенетические изменения, отражая филогенетический переход от древесного образа жизни к наземному. Более сильное изменение кисти у гамадриллов по сравнению с макаками представляет «надставку» в стадии развития кисти (А. Н. Северцов [3, 4]).

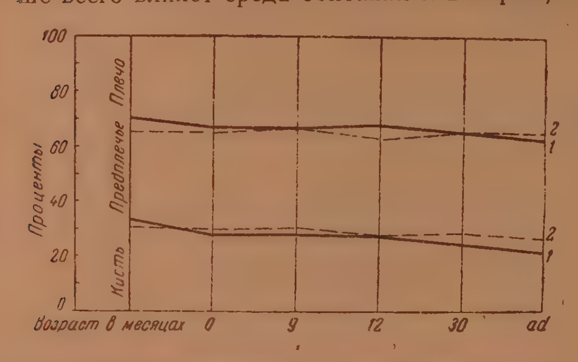


Рис. 4. Кривая возрастного изменения процентного соотношения отделов передней конечности у самцов павианов-гамадриллов и макаков-резусов. Вся передняя конечность—100%. *1*—самцы P. hamadryas L., *2*—самцы M. rhesus Audeb. Составлено по Hartman a, Straus (9); данные по особям 9 и 30 месяцев собственные.

Общее изменение всей совокупности пропорций туловища и конечностей у гамадриллов во время роста, описанное выше, схематически отображено на рис. 5. На указанных графиках также изображено изменение относительной длины хвоста во время роста. Для наглядности передняя длина тела на рисунке показана неизменяющейся. В процессе роста происходит значительное укорочение хвоста относительно передней длины тела. Индекс у новорожденного гамадрилла варьирует от 180,6 (самец) до 164,3 (самка); среднее для четырех половозрелых самцов — 112,1 (для двух половозрелых самок — 106,0).

Чисто древесные формы обезьян имеют обычно более длинный хвост, чем наземные, и укорочение хвоста у гамадриллов в онтогенезе, вероятно, может служить доказательством того, что короткий хвост взрослых гамадриллов есть вторично приобретенный признак, полученный ими при переходе предков павианов с деревьев на землю.

3. Пропорции головы

В процессе роста у павиана-гамадрилла изменяется общая конфигурация головы. Голова новорожденного гамадрилла характеризуется чертами, присущими молодым особям всех обезьян: сильно укороченный лицевой отдел и большой объемистый мозговой череп, без костного

рельефа на нем. В дальнейшем возрастное изменение головы идет по пути удлинения челюстного отдела, утолщения костей, слагающих череп, и образования на их поверхности костных гребней для прикрепления усиливающейся с возрастом жевательной мускулатуры. Развитие этих гребней у самцов, повидимому, связано с половым созреванием; гребни эти имеют значение вторичного полового признака (Бунак, 1923).

В процессе роста происходят также и изменения пропорций головы, которые разбираются далее отдельно для мозгового и для лицевого отделов черепа.

Головной индекс (поперечный диаметр головы в процентах переднезаднего диаметра) в процессе роста испытывает увеличение, и череп взрослых животных становится более брахицефальным, чем у молодых особей. Аналогичный процесс расширения головы происходит и у макаков-резусов, но у павианов-гамадриллов он идет более интенсивно.

Детеныш макака-резуса (самец) рождается с головным индексом, равным 77,2, а детеныш гамадрилла (самец) при рождении имеет индекс, равный 74,6 (самка в возрасте шести дней — 76,0). У половозрелых гамадриллов индекс составляет 87,8 для самцов и 84,5 для самок, тогда как для макаков он равен 83,6 (самцы) и 80,3 (самки). Таким образом, индекс у гамадриллов в процессе роста становится более высоким, чем у макаков-резусов.

Данные по макакам-резусам взяты из сборника работ под редакцией Гартмана и Штрауса [9]. Это увеличение ширины головы, повидимому, связано с увеличением височной жевательной мускулатуры, особенно у самцов гамадриллов.

Необходимо также отметить общее увеличение головы у гамадриллов, особенно у самцов, и появление на ней гребней для прикрепления сильной жевательной и шейной мускулатуры. Мощная шейная мускулатура необходима для поддержания массивного черепа и сильно развитой удлиненной морды.

Рис. 5. Схемы возрастных изменений пропорций тела у павианов-гамадриллов. *А* — самцы, *Б* — самки

Если взять верхнюю высоту лица в процентах длины черепной коробки для новорожденного и половозрелого гамадриллов, то разница в индексах будет очень резкой. У новорожденного гамадрилла (самец) индекс равен 35,2, у половозрелого самца — 87,5, т. е. прирост челюстного отдела головы по сравнению с черепным равен 52,3% (у самцов). Для самок этот прирост несколько меньше и равен 28—30% (шестидневная самка — 36,6, а половозрелая — 64,7).

При развитии челюстного отдела сказывается половой диморфизм. Эти изменения индексов наглядно изображены на рис. 6 и 7. Для удоб-

ства сопоставления продольный диаметр головы, взятый за 100%, на чертеже оставлен не изменяющимся при росте. Графики характеризуют процесс возрастного изменения челюстного аппарата, головного индекса и скуловой ширины лица. Лицевой индекс (верхняя высота лица в процентах ширины лица) показывает в процессе роста увеличение длины морды и отставание в росте скуловой ширины морды.

Все описанные возрастные изменения пропорций головы продолжаются в период всего роста; формирование их заканчивается у половозрелых особей.

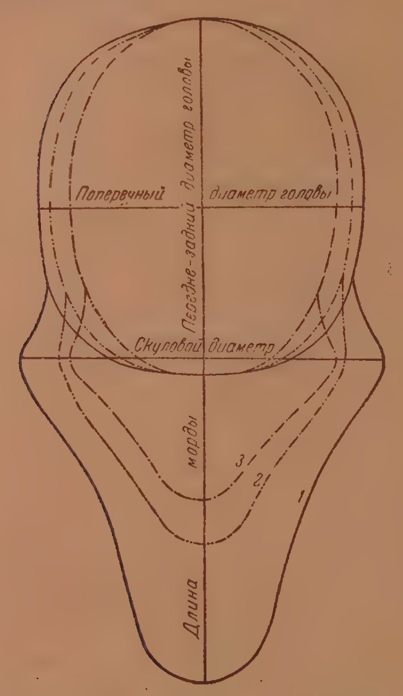


Рис. 6. Схема возрастного изменения соотношения мозгового и лицевого отделов черепа у самцов павианов-гамадриллов. 1—половозрелый, 2—12-месячный, 3—новорожденный. Передне-задний диаметр головы принят за 100%

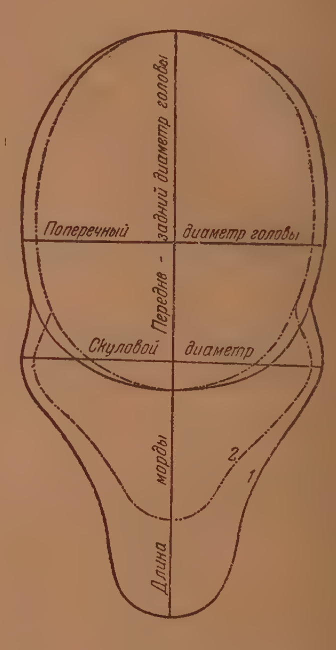


Рис. 7. Схема возрастного изменения соотношения мозгового и лицевого отделов черепа у самок павианов-гамадриллов. 1—половозрелая, 2—шестидневная. Передне-задний диаметр головы принят за 100%

Наиболее характерным из вышеописанных изменений является удлинение и общее увеличение челюстного отдела головы гамадриллов, достигающее особенно сильного развития у половозрелых самцов.

На изменении этой пропорции в онтогенезе, так же как и на остальных пропорциях тела гамадриллов, отражается ход эволюции этих животных от древесных обезьян к наземным.

Приспособление павианов к наземной жизни с ее многими опасностями (бо́льшая возможность нападения хищников) выразилось в более сильном развитии органов защиты в виде мощных челюстей, вооруженных сильноразвитыми клыками. В процессе естественного отбора и сформировались формы с развитыми челюстями, которые служат им для защиты, но в отдельных случаях применяются и для нападения на животных (нападение P. porcarius на коз [1]). Удлинение морды связано также, повидимому, с некоторым вторичным обострением обоняния при переходе к наземной жизни.

Сопоставление развития такого признака, как соотношение всей высоты лица и среднего диаметра головы (терминология Шульца [15]) гамадриллов и макаков-резусов, показывает ясное расхождение этого признака у обоих видов (рис. 8).

Индекс у новорожденных равен: у гамадрилла самца 61,8 (у самки шестидневного возраста — 63,8), у макака-резуса самца 63,8. До шести месяцев соотношение индексов остается неизменным, но уже в 12 месяцев индекс у павианов самцов равен 78,2, а у макаков только 69,6. Особенно резко различие в индексах проявляется у половозрелых особей обоих видов. Взрослый самец гамадрилл имеет индекс равный 129,8, а взрослый самец макак-резус лишь 95,0.

У павианов в развитии этого признака сказывается еще и половой диморфизм, слабо выраженный у макаков. Половозрелые самки имеют следующие индексы: у гамадриллов — 101,7, у макаков-резусов — 94,0. У самцов гамадриллов процесс развития челюстного аппарата идет интенсивнее, чем у самок, и челюсти самца получают максимальные размеры.

Данные по макакам взяты из работы Шульца [9], и на основании их составлена сравнительная кривая на рис. 8.

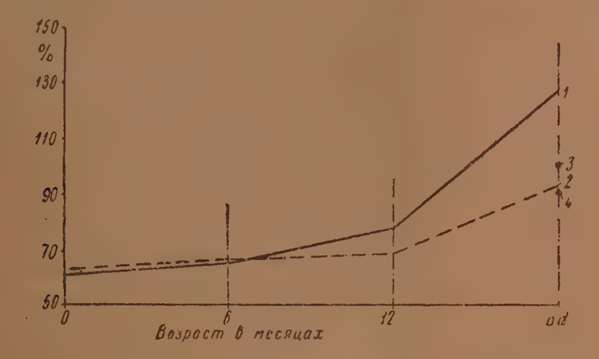


Рис. 8. Кривая возрастного изменения соотношения верхней высоты лица и среднего диаметра головы у павианов-гамадриллов и макаков-резусов. 1—P. hamadryas L. (самец), 2—M. rhesus Audeb. (самец), 3—P. hamadryas L. (самка), 4—M. rhesus Audeb. (самка).

Все вышеописанные изменения пропорций головы гамадриллов, происходящие в периоде роста и сводящиеся к абсолютному и относительному удлинению челюстного отдела и к более сильному его развитию по сравнению с мозговым отделом черепа, ясно показывают вторичный характер этого процесса. Предки гамадриллов имели более короткую морду, что подтверждается и палеонтологическими данными (Abel [6]; Strömer, 1913; Andrews, 1916).

Выводы

1. Пропорции туловища испытывают наиболее заметные изменения в течение первых трех месяцев роста гамадриллов, после чего изменения происходят более медленно. Наиболее значительные изменения происходят в плечевом поясе, что связано с эволюционным ходом развития гамадриллов от древесных форм. Более широкие по сравнению с бедрами плечи взрослых гамадриллов представляют явление вторичного характера и связаны с приспособлением к наземной жизни. Преимущественный рост тела в длину происходит после пяти-шести месяцев. Во время этого периода наблюдается отставание в росте широтных размеров тела.

2. Резкое изменение основных пропорций конечностей происходит также в первые два-три месяца. В процессе роста проксимальные отделы конечностей (плечо и предплечье, бедро и голень) в отношении передней длины тела и в отношении друг друга испытывают незначительные изменения, которые также происходят в первые месяцы. Кисть и стопа испытывают в онтогенезе наибольшие изменения, продолжающиеся до половозрелости и выражающиеся в их сильном отставании в росте от передней длины тела, а также от общей длины конечностей. Отставание в росте кисти от передней длины тела равно 20—30%, а от длины конечности — 8—10%. Для стопы отставание соответственно равно 22—23% и 6—7%. Развитие кисти и стопы отражает историческую смену древесного типа локомоции предков павианов на наземный. Кисть, как хватательный орган у древесных животных — макаков и орган опоры у наземных обезьян — павианов, испытывает в онтогенезе более значительные изменения, чем стопа.

3. Возрастные изменения пропорций головы продолжаются до наступления половой зрелости. Изменения в пропорциях головы выражаются в расширении черепа и особенно в сильном развитии челюстного отдела. Длинномордость современных гамадриллов есть признак адаптации к наземной жизни и носит вторичный характер, что подтверждается и индивидуальным развитием, и палеонтологическими данными. Сопоставление развития пропорций конечностей и головы у павианов-гамадриллов и макаков-резусов позволяет предположить общность предка павианов и макаков, что высказано уже Моллисоном на основании сопоставления кривых отклонения пропорций тела новорожденного павиана-гамадрилла и взрослого яванского макака — кривых, построенных на основе изучения взрослых гамадриллов. Изменение пропорций кисти и головы у гамадриллов и у макаков-резусов подчинено правилу К. Э. Бэра о расхождении признаков. Признаки специализации, характеризующие каждый из сравниваемых видов, появляются на поздних стадиях онтогенеза; имеют место сходство пропорций кисти и головы у новорожденных особей сравниваемых видов и последующее уничтожение этого сходства в онтогенезе. Развитие пропорций кисти и головы у гамадриллов представляет надставку стадии развития, или «анаболию» (А. Н. Северцов), подчиняющуюся упомянутому правилу К. Бэра.

Литература

1. Вебер Макс, Приматы, Биомедгиз, М.-Л., 1936.— 2. Нестурх М. Ф., Человек и его предки, ГАИЗ, М., 1934.— 3. Северцов А. Н., Этюды по теории эволюции, 1921.— 4. Северцов А. Н., Морфологические закономерности эволюции, М.-Л., 1939.— 5. Якимов В. П., Данные по возрастному изменению веса тела павианов-гамадриллов (материалы к изучению развития приматов), Зоологический журнал, т. XXVI, вып. 2, 1947.— 6. Abel O., Die Stellung des Menschen im Rahmen der Wirbeltiere Jena, 1931.—7. Bingham H. C., Observations on growth and development of chimpanzees, Amer. Journ. Phys. Anthrop., vol. 13, 1929.— 8. Foley J. P., First year development of a rhesus monkey reared in isolation, Journ. Gen. Psych., 1934.— 9. Hartman C. G. and Straus W. (ed. by), The anatomy of the rhesus monkey (Macaca mulatta), Baltimore, 1933 (Ch. II: Growth and development, by Ad. Schultz).—10. Jacobsen C., Jacobsen Marion and Joseph Yoshioka, Development of an infant chimpanzee during her first year, Compar. psych. monographs, Baltimore, v. 9, No. 1, 1932.— 11. Lashley K. S. and Watson J., Notes on the development of a young monkey, Journ. Animal Behav., v. 3, 1913.— 12. Martin R., Lehrbuch der Anthropologie, B-de I — III, Jena, 1928.— 13. Mollison Th., Die Körperproportionen der Primaten, Morph. Jahrb., Leipzig, 1911.— 14. Schultz Ad., The technique of measuring the outer body of human fetuses and of primates in general, Contrib. to Embryol., v. XX, 1929.— 15. Schultz Ad., Die Körperproportionen der erwachsenen catarrhinen Primaten mit spezieller Berücksichtigung der Menschenaffen, Jhg. I, Anthrop. Anz., Stuttgart, 1933.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ ПО БИОЛОГИИ ПЕХЛЕВИЙСКОГО (ЭНЗЕЛИЙСКОГО) ПУЗАНКА (CASPIALOSA CASPIA KNIPOWITSCHI ILJIN)

Н. А. ДМИТРИЕВ

Всесоюзный научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии

Пехлевийский пузанок впервые был выделен и описан Б. С. Ильиным [2] как вид Caspialosa knipowitschi sp. n. Л. С. [1] рассматривает его как подвид Caspialosa caspia.

Распространение пехлевийского пузанка приурочивается к Южному Каспию, преимущественно к его северо-западному углу: севернее Астары он обычно не встречается. Осенью и зимой пехлевийский пузанок в небольших количествах доходит на восток до Горганского (Астрабадского) залива. Икрометание этой формы в основном происходит в заливе Мурдаб, где главным образом и сосредоточивается промысел пузанка.

В пределах азербайджанских вод Южного Каспия встречается близкая к пехлевийскому пузанку форма, которую Мейснер и Михайловская [3] считают за особую расу (саринский пузанок). Берг выделил саринского пузанка в племя C. c. khipowitschi natio saraica Berg (Световидов [4]). Обе формы хорошо различаются между собою по темпу роста.

В 1945 г. нами был получен небольшой материал по биологии пехлевийского пузанка (сборы из залива Мурдаб от 26.VI и 6.VII в количестве 488 экз.).

Результаты обработки этого материала показывают, что длина пехлевийского пузанка колеблется от 13 до 23 см (средняя — 18,2 см): для самцов — от 13 до 20 см (средняя — 16,5 см) и для самок — от 15 до 23 см (средняя — 18,5 см). Колебания веса происходят в пределах от 30 до 170 г (средний — 80,8 г) и раздельно по полам: для самцов от 30 до 100 г (средний — 57,1 г) и для самок — от 30 до 170 г (средний — 85,3 г).

В пробах преобладали четырехлетние (3+) особи (около 50%), меньше было пятилеток (около 32%). Прочие возрастные группы составляли незначительный процент: трехлетки — 11,9%, шестилетки — 5,5%, семилетки — 0,4%.

	Возраст				
	2 года	3 года	4 года	5 лет	6 лет
Средняя длина в см	16,0	17,8	19,2	19,9	20,5
Средний вес в г	53,5	76,7	93,5	101,3	100,5

Пехлевийский пузанок наиболее быстро растет в первые два года своей жизни. На третьем году, когда происходит половое созревание, рост приостанавливается и далее уже протекает замедленным темпом (см. таблицу).

Подходы пехлевийского пузанка в прибрежную зону и проход в залив Мурдаб начинаются с первой декады апреля. Наиболее интенсивный ход бывает с середины мая по июль. По данным Шуколюкова, ход пузанка в Мурдаб происходит отдельными косяками, в которых преобладают особи с еще не совсем созревшими половыми продуктами. Начинается он при температуре воды в 12°. Массовый ход совпадает с колебаниями температуры от 14 до 22°.

В пробах преобладали рыбы с четвертой и пятой стадиями зрелости половых продуктов. Наряду с текучими встречались также особи с уже выметанными половыми продуктами; число таких особей было, однако, невелико. Все это показывает, что в это время происходил массовый нерест пехлевийского пузанка.

Мейснер и Михайловская [3] указывают, что икрометание пехлевийского пузанка происходит в мае — июне. По данным Шуколюкова, особи с выметанными половыми продуктами в 1935 г. были впервые встречены в конце мая (26.V). Нерестилища расположены преимущественно на песчаных отмелях с южной стороны островов, прикрывающих вход в Мурдабский залив. Мальки держатся в заливе до сентября.

Нет оснований предполагать, что промысел пехлевийского пузанка за последние годы усилился. Об этом свидетельствуют не только цифры уловов, но также и некоторые биологические показатели. В частности в уловах на протяжении длительного периода преобладают рыбы старших возрастов. По Мейснеру и Михайловской [3], в уловах пехлевийского пузанка в 1932 г. встречались особи от двух до девяти лет, причем основная масса их приходилась на пяти- и шестилеток (свыше 76% улова). По Шуколюкову, в 1934 г. на долю четырех- и пятилеток падало около 76% улова и в 1935 г.— около 63%. Наши данные также показывают, что в 1945 г. среди улова преобладали четырех- и пятилетки (82,2%).

Очевидно, что стадо пехлевийского пузанка еще не в полной мере затронуто промыслом. Лов пузанка в настоящее время производится преимущественно в заливе Мурдаб или, вернее, в протоках, соединяющих залив с морем.

Морской промысел еще не получил должного развития. Несомненно, что с развитием морского промысла уловы пехлевийского пузанка могут значительно повыситься.

Литература

1. Берг Л. С., Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, Ленинград, 1932.— 2. Ильин Б. С., Новый вид сельди из Южного Каспия, Сб. в честь проф. Н. М. Книповича, М., 1927.— 3. Мейснер В. И. и Михайловская А. А., Краткое руководство к определению каспийских сельдей, рукопись, 1935.— 4. Световидов А. Н., О каспийских и черноморских сельдевых из рода Caspialosa и Clupeonella и об условиях их формообразования, Зоологический журнал, т. XXII, вып. 4, 1943.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXVI 1947 ВЫП. 6

ЗАМЕТКА ПО БИОЛОГИИ СНЕЖНОГО БАРАНА В КРОНОЦКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

В. Т. ГАВРИЛОВ

Биология камчатского снежного барана до настоящего времени почти не известна, хотя это животное представляет значительный научный и хозяйственный интерес. В Кроноцком заповеднике снежный баран распространен весьма широко и населяет почти все вулканы, расположенные вокруг Кроноцкого озера. Вертикальное распространение барана колеблется по сезонам года, но в среднем 1000 м над уровнем моря. У животных, населяющих скалистые морские берега Чажминского района, имеются небольшие сезонные перемещения. В мае бараны спускаются с высоких прибрежных мысов на низкие морские берега, к этому времени уже покрывающиеся зеленью. С появлением растительности на возвышенных местах бараны постепенно перемещаются выше. Регулярных и массовых кочевок, которые совершаются северным оленем, у баранов не наблюдается.

На вулкане Шмидта основные местообитания баранов имеют следующий характер. Вулкан этот представляет собой большой разрушенный массив с очень скалистой северной частью. Склоны его изрезаны радиально расположенными оврагами — барранкосами, средняя глубина которых достигает 500 м. Между барранкосами проходят гребни, сложенные из вулканических продуктов. Некоторые из них довольно широки, и склоны их полого сходят на дно барранкоса. Другие, более распространенного типа, имеют одну обрывистую сторону, со скалистыми выступами, вдающимися в барранкосы. Верх таких гребней узок и покат. Скалистые зубцы в верхних, сильно разрушенных частях вулкана и гребни барранкосов представляют собой основные местообитания баранов. Первые, находящиеся выше 1000 м над уровнем моря, лишены растительности и служат баранам укрытием во время пурги и убежищем от врагов. Вторые, т. е. гребни барранкосов, покрыты альпийской растительностью, которая ниже 1000 м составляет сомкнутый покров, образуя тундрочки и лужайки высокогорья, а еще ниже — луга альпийского разнотравья. Это — хорошие кормовые угодья баранов. Чаще всего бараны держатся на пастбищах, имеющих скалистые выступы, выходящие к обрывам или глубоким оврагам. Эти скалистые выступы служат зверям временным убежищем от врагов, и здесь же бараны проводят свой дневной отдых. В полуденную пору нам неоднократно приходилось наблюдать баранов лежащими на отмеченных скалистых выступах. Зимой лежки снежных баранов встречаются также около кормовых площадок, представляющих собой обычно пологие скаты гребней барранкосов, покрытых растительностью, состоящей главным образом из мелких альпийских ив, шикши, голубики, злаков и др.

Кормовые площадки баранов зимой покрыты снежным покровом. Толщина его, однако, не велика (не более 3—4 см), так как ветры сдувают бóльшую часть снега и сильно уплотняют оставшуюся. Этот небольшой слой снега бараны при кормежке легко разбивают копытами передних ног. Отрытую из-под снега растительность звери выедают

сплошь, до самой земли. Порои баранов при кормежке вначале представляют отдельные небольшие ямки в снегу, размером 15 × 20 см, которые при длительном выпасе сливаются, образуя значительные плешины, площадью в несколько квадратных метров. Основную пищу баранов составляют следующие виды: альпийские ивы (Salix arctica L., S. orbicularis Flod., S. chamissonis Anderss., S. cuneata Türcz., S. berberifolia Pall., S. pallasii Anderss. и S. pseudopolaris Floderus), остролодки (Oxytropis revoluta Ldb. и O. longipes Fisch.), альпийская толокнянка (Arctos alpina (L.) Nidnz.), осока (Carex pyrenaica Wahl.), злак Trisetum spicatum Richt., голубика (Vaccinium uliginosum L. и V. vulcanorum Kom.), шикша (Empetrum nigrum L.). Бараны, спускающиеся в субальпийскую зону, дополняют свой рацион хвощом (Equisetum arvense L.) и вейником (Calamagrostis langsdorffii Trin.).

Размножение баранов почти совершенно не изучено. По опросным сведениям, гон протекает у них в ноябре, а ягнение приходится на июнь. Самка приносит всегда одного ягненка.

Линька происходит, повидимому, один раз в году, в конце весны. Осенью, к началу зимы, идет только подрост шерсти.

Важнейшим врагом баранов в Кроноцком заповеднике является волк. Особенно большой вред наносят волки в весенне-летний период, истребляя молодняк. Последний страдает также и от нападений россомахи и орлана белохвоста. В результате гибели от неблагоприятных метеорологических условий и от хищников количество молодняка в стаде всегда весьма невелико. К конкурентам барана можно, видимо, отнести северного оленя, который в зимний период посещает пастбища баранов.

Самый тяжелый период года для баранов — зима, особенно конец ее, когда кормовые ресурсы начинают истощаться вследствие того, что выпас возможен лишь на пространственно очень ограниченных угодьях. Неблагоприятны и метеорологические условия этого времени. Жестокие метели длятся по нескольку дней, иногда до недели и более. Поэтому бараны вынуждены искать укрытия в скалах и терпеть здесь длительные голодовки.

В таблице приводим некоторые данные о размерах и весе исследованных нами зверей.

Живой вес и промеры снежных баранов

	Самцы от 4 до 8 лет ($n=9$)		Самки от 3 до 5 лет ($n=2$)	
	средняя	предельная	средняя	предельная
Живой вес:	114,4	128,4	46,0	47,7
Вес мяса (кг)	65,1	71,2	31,6	33,2
» сала (кг)	12,4	17,2	—	—
» головы (кг)	10,3	13,2	2,6	2,7
» шкуры (кг)	7,2	7,6	2,8	2,8
» семенников (пары в г)	286	343	—	—
Абсолютные промеры в см:				
Длина тела	165	168	134	141
» хвоста	9	11	10	10
» уха	9	9	10	11
Обхват рога у основания	36	39	14	14
Длина рога вдоль большой кривизны	76	89	26	29
Расстояние между концами рогов	56	70	34	37
Размеры семенников	9,0 × 5,6 × 4,9	9,5 × 6,0 × 5,5	—	—

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXVI 1947 ВЫП. 6

РЕЦЕНЗИИ

Академик, генерал-лейтенант мед. службы, лауреат Сталинской премии Е. Н. Павловский. Руководство по паразитологии человека с учением о переносчиках трансмиссивных болезней человека. Т. I, 5-е изд., переработанное и значительно расширенное, с 374 рис. в тексте, 521 стр. Изд-во Академии Наук СССР, М.—Л., 1946.

Бурный рост советской паразитологической науки приносит каждый год все новые и новые достижения, открывающие широкие горизонты теории и практике, освещающие по-новому то тот, то другой отдел; в корне меняются установленные ранее взгляды, исключительной важности теоретические обобщения, заново перестраиваются наши практические установки. Большую роль в достижениях паразитологической науки за последние 15—20 лет сыграли Е. Н. Павловский и его школа. Акад. Е. Н. Павловский и акад. К. И. Скрябин — два выдающиеся представителя паразитологической науки, возглавляющие обширную школу паразитологов, настолько глубоко и принципиально по-новому развернули огромную работу по строительству советской паразитологии, что мы с полным правом можем говорить, что советская паразитология стала передовой и ведущей в мировой науке. Третья школа — школа покойного проф. Е. И. Марциновского — с неменьшим успехом разрабатывает большой раздел паразитологии — учение о малярии и ее переносчиках (Сергиев, Мошковский, Тареев и др.). Советская литература по паразитологии в короткий срок обогатилась рядом ценнейших монографий и сводных руководств (например, «Экология малярийного комара» проф. Беклемишева, монографии Тареева и Кассирского по клинике малярии, исключительная по собранности изложения и новизне освещения монография акад. К. И. Скрябина).

Труд Е. Н. Павловского «Руководство по паразитологии» обобщает тридцатилетний опыт автора как преподавателя и, что особенно важно, крупнейшего исследователя, под руководством которого разработаны за последние 10 лет такие важнейшие проблемы, как проблема переносчиков клещевого тифа, энцефалитов, открытие природных очагов кожного лейшманиоза; самим Е. Н. Павловским сформулировано общее учение о природной очаговости трансмиссивных заболеваний.

Рецензируемый том распадается на две части: первую — общую, содержащую такие разделы, как определение паразитизма, объем и содержание паразитологии, понятие об инвазии, организме как среде обитания, влияние паразитического образа жизни на паразитов. Совершенно оригинальным является раздел о трансмиссивных болезнях, о путях циркуляции вирусов, о природной и антропургической очаговости трансмиссивных заболеваний. Вторая часть (специальная) содержит учение о паразитических простейших (медицинская протозоология) и учение о паразитических червях человека (медицинская гельминтология); эта часть заканчивается весьма интересным и новым разделом об общем характере влияния паразитических червей на организм, общем (резорбтивном) их влиянии (глистных интоксикациях), о путях заражения человека глистами, об организации плановой борьбы с гельминтами в СССР. Как к изложению учения о простейших, так и учения о паразитических червях приложены основные инструкции по лечению, диагностике и профилактике важнейших паразитарных заболеваний (по малярии, по дегельминтизации и др.). В конце каждой главы даны списки важнейшей литературы на русском языке, указаны необходимые издания и журналы по медицинской и ветеринарной паразитологии. Книга содержит большое количество (374) рисунков и цветных таблиц. В конце тома приложены указатели русских названий животных, латинских названий животных, именной указатель русский, предметный указатель, географический и этнографический указатели, указатель латинских терминов, именной указатель иностранных авторов. Эти указатели чрезвычайно облегчают пользование книгой. Обычно в паразитологических учебниках отсутствуют географические и этнографические указатели — введение их в паразитологическую литературу надо признать очень своевременным и заслуживающим широкого распространения и в других аналогичных изданиях.

Руководство выгодно отличается от всех известных учебников паразитологии наличием большой общей части. В этой части автор обобщает свои многочисленные

работы по частной и общей паразитологии. Весьма удачным надо признать определение паразитизма, основанное на экологическом принципе. Это важнейшее теоретическое обобщение снимает противоречия между патогенным и непатогенным паразитизмом. Важно отметить, что принцип экологической связи паразита и хозяина в дальнейшем изложении специального материала повсюду последовательно выдержан и стройно проведен через весь обширный частный материал книги. Этот принцип позволил автору конструктивно изложить весь материал частной паразитологии, объединив его общей плодотворной идеей. В этом особая оригинальность рецензируемой книги, выгодно отличающая ее от всех известных нам руководств. В классификации паразитов по месту локализации автор вносит новое, более расширенное, по сравнению с предыдущими изданиями, понятие о вкожных паразитах. В этой трактовке с предложением автора нельзя не согласиться. Несколько спорным, на наш взгляд, является определение патогенности паразитов. Сюда необходимо было бы включить и понятие вирулентности, но это, конечно, не является принципиальным постольку, поскольку вирулентность является только степенью патогенности. Большой раздел посвящен объему и содержанию паразитологии. Автор дает исключительно стройную систему соотношения паразитологии с сопредельными науками и с исчерпывающей полнотой очерчивает объем паразитологии как науки.

В разделе «Понятие об инвазиях» автор обобщает в сжатой, но ясной форме все пути проникновения паразита в хозяина. Весьма важным, на наш взгляд, является общее определение источника инвазии: «Источником инвазирования являются биотопы (т. е. типичные места обитания) тех или других стадий развития паразитов». Такое определение является весьма удачным, так как в самой общности своей включает все многообразие эпидемиологических и эпизоотологических условий, способствующих инвазии.

Небольшой раздел «Организм как среда обитания», излагающий сформулированную ранее автором теорию об организме как среде обитания, несомненно является одним из интереснейших разделов книги; он оригинален и насыщен содержанием. Автор совершенно определенно показывает, что нужно подразумевать под «внешней средой» для паразита. На конкретных примерах показаны взаимоотношения в системе «паразит — хозяин». Автор справедливо предостерегает от возможности скатывания к метафизическим позициям без конкретного анализа в каждом отдельном случае этих взаимоотношений. Раздел этот стоит на высоком идейном уровне, характерном для советской науки, вооруженной марксистско-ленинской теорией.

Небольшой, но содержательный раздел о становлении организма хозяином паразита является существенным вкладом в общую паразитологию. Резюмируя свой экспериментальный материал по этому вопросу, автор дает четкую схему зависимости становления от факторов как внешнего, так и внутреннего порядка. С этой формулировкой нельзя не согласиться. Она точна и охватывает самое существенное во всем сложном комплексе, обусловливающем возникновение хозяина паразита.

Разделы «Понятие о трансмиссивных болезнях» и «Пути циркуляции вирусов. Природная и антропургическая очаговость трансмиссивных болезней» почти целиком написаны по материалам собственных исследований автора и его школы. Сами понятия «трасмиссивные болезни», «природная и антропургическая очаговость» сформулированы впервые автором. Это одно из блестящих достижений советской теоретической паразитологии за последние годы. Понятие о природной очаговости трансмиссивных болезней оказалось настолько плодотворным, что буквально не проходит года, чтобы оно не подтвердилось каким-либо новым открытием природных очагов того или другого трансмиссивного заболевания. Оно имеет серьезное народнохозяйственное значение, потому что теоретически правильно ориентирует мысль эпидемиолога и паразитолога. Это учение расширило горизонты теоретической и практической эпидемиологии, осветило много темных сторон эпидемиологии давно известных и новых заболеваний, привело разрозненные факты в строгое учение. Эти превосходные главы «Руководства» выгодно отличают книгу Е. Н. Павловского от всех существующих учебников паразитологии и поднимают паразитологическую науку на новый, более высокий этап широких теоретических обобщений.

Мы уделили большое внимание «Общей части» «Руководства» не только потому, что она является исключительно оригинальной частью,— оригинального в книге много вообще,— но и потому, что общая часть является ключом к пониманию всей книги в целом. Весь последующий материал специальной части автором удачно скомпанован вокруг основных принципов взаимоотношений паразит — хозяин, природной очаговости паразитарных трансмиссивных заболеваний и основной схемы воздействия на паразита и на хозяина, когда идет речь о борьбе и профилактике паразитарных заболеваний.

Специальная часть в достаточной мере подробно освещает все основные проблемы человеческой паразитологии. Мало того, автор с полным основанием приводит и описывает и те паразитические формы, которые случайно попадают во взрослых или личиночных стадиях в организм человека; не являясь паразитами человека по существу, они должны быть знакомы врачу, чтобы избежать ложного диагноза.

В разделе «Учение о паразитических простейших» соответствующее место уделено кишечным простейшим, даны необходимые сведения по эпидемиологии амебиаза, его лечению и профилактике. Несколько спорным на наш взгляд является безусловное принятие концепции Гнездилова об адаптивных модификациях в учении о кишечных простейших. Концепция Гнездилова нова, она требует еще проверки и дальнейшего накопления фактов, между тем как в учебнике она приводится безоговорочно.

Раздел «Trypanosomidae» содержит все необходимые сведения по этому семейству. В общей части этого раздела имеется одно, правда несущественное, упущение — автор не описывает Herpetomonas, хотя в схеме, приведенной на стр. 105, он фигурирует. Лейшманиям посвящено достаточное место, использована самая главная литература по этому вопросу, даны новейшие сведения по природной очаговости этих заболеваний, особенно хорошо освещена отечественная литература. К сожалению, в текст вкрались некоторые неточности: неверно указан год открытия Боровским возбудителя кожного лейшманиоза — в книге (стр. 116) приводится 1882 г., тогда как на самом деле это произошло в 1898 г.; на стр. 107 имеются указания, что в единичных случаях жгутиковые формы лейшманий находили в селезенке и в костном мозгу — эти находки в свете современных многочисленных исследований никем не подтверждены и едва ли могут считаться в какой-либо мере доказанными; на стр. 112 приводится неправильное название хомяка, на котором экспериментировал С. П. Канделаки — Cricetulus migratorius, тогда как Канделаки работал с Mesocricetus bradnti; не совсем точно заключение, что опыты с хомяками индийской комиссии по изучению калаазар дали отрицательные результаты,— этой комиссии все же, хотя и редко, удавалось заразить укусом Phl. argentipes и хомяков; на стр. 124 приведены сведения о прививке в Алжире содержимого язв от больных пендинкой в целях профилактики, но не сообщается о работах советских ученых (Гительзона, Сегала, Кожевникова и др.) о прививках чистыми культурами, что, конечно, имеет существенное значение.

Остановимся более подробно на разделе «Haemosporidia — кровеспоровики», в котором автор излагает учение о малярии (стр. 148—200).

Касаясь длительности малярийной инфекции, Е. Н. Павловский на стр. 164 пишет: «Длительность вторичного латентного периода может быть весьма значительна и исчисляться годами (2—4—6—10 лет)». И далее на той же странице: «Абсолютным выздоровлением надо считать полное исчезновение малярийных паразитов из организма человека. Нормальными сроками этого процесса считают 3—5 лет». На стр. 180: «...рецидив может появиться спустя много лет после первого заболевания». С другой стороны, на стр. 190—200 приводится инструкция по медикаментозной терапии и профилактике малярии, утвержденная президиумом Ученого медицинского совета Наркомздрава СССР в 1944 г., где сказано (стр. 191): «В громадном большинстве случаев больные трехдневной формой малярии выздоравливают через 18—20 месяцев с момента заражения». Было бы правильным согласовать подобные противоречия.

Недостаточно освещен вопрос об условиях возникновения длительной и короткой инкубации, о встречаемости той или иной инкубации на севере и юге. Рядом работ советских ученых установлено, что длительная инкубация характерна для севера, и причина ее возникновения обусловливается естественным отбором штаммов; на юге же преобладают штаммы с короткой инкубацией (Николаев и др.). Некоторые авторы считают, что длительность инкубации зависит от количества спорозоитов, полученных человеком при укусе зараженного комара (американские авторы), однако эта точка зрения не общепринята. Автор приводит установившиеся взгляды на возникновение различных форм течения малярийной лихорадки и не уделяет достаточно внимания новейшим взглядам по этому вопросу (Taliaferro, Мошковский и др.).

Имеется ряд досадных неточностей в выражениях. Так, на стр. 157 написано: «Pl. ovale в толстой капле не различим от Pl. vivax». Между тем Pl. ovale в толстой капле чрезвычайно близок по морфологии к Pl. malariae, а не к Pl. vivax. Далее, на стр. 165: «Для ряда местностей типична кривая, дающая максимальный подъем в первую половину лета; такой же ход заболеваемости характерен для северной половины территории. В южной половине кривая малярии дает второй большой осенний подъем (рис. 93)». Вероятно, «северной половины территории» нашего Советского Союза. И почему «в южной половине кривая малярии дает второй большой осенний подъем», когда на рис. 93, проводимом автором по Якушевой, виден не второй большой осенний подъем, а один только осенний подъем?

За исключением вышеуказанных недосмотров раздел в целом представляет большой интерес, так как в нем помещен весьма ценный материал по эпидемиологии и возбудителям малярийной инвазии.

Раздел об инфузориях разработан вполне достаточно для современного нам уровня познания этих простейших как паразитов человека. К сожалению, автор не указывает на одну из крупнейших работ по этому вопросу у нас в Союзе — на работу д-ра Ирен (Самарканд) «Инфузории дизентерии» (Ташкент, 1940).

Пропорционально значению медицинской гельминтологии в «Руководстве» имеется большая глава о паразитических червях человека. Как и в предыдущих главах, автор

совершенно правильно уделяет достаточное внимание гельминтам, случайно обнаруженным у человека, равным образом и тем видам, которые могут иметь общесанитарное значение, например при отбраковке мяса и т. д.

Глава написана с глубоким знанием предмета. Особенно подробно освещена эпидемиология наиболее важных гельминтозов (дифиллоботриозов, анкилостомидозов, аскаридозов, фасциолезов и т. д.). Как и в предыдущих главах, особенное внимание уделяется взаимоотношениям системы «паразит — хозяин». Среди общего высокого уровня некоторые из разделов отличаются особенной, вполне заслуженной по значимости, полнотой. Например, разделы о фасциолиде, дикроцелиде; очень полно изложены разделы об Opistorchidae, где использована обширная литература. Почти в каждом разделе по Trematodes приводятся оригинальные наблюдения или самого автора, или его ближайших учеников. К сожалению, как редкое исключение, встречаются некоторые неточности в изложении. Например, на стр. 227, в обзоре профилактики фасциолеза сказано: «не есть сырой печени козы, барана и т. д.»; не лишне было бы указать, что имеется опасность в редчайших случаях паразитирования двуусток в глотке, что печень перемолотая (как это обычно делается при применении печени в больницах для лечения тяжелых анемий) опасности не представляет.

Довольно сложное строение половой системы Trematodes было бы хорошо пояснить соответствующими рисунками, особенно такими, на которых были бы изображены половые клоаки со всем арсеналом желез, протоков и совокупительной аппаратуры.

Блестяще написана глава по Diphyllobotriidae. В этот раздел автором и его учениками внесено много нового и совершенно оригинального, чего нельзя найти ни в одном зарубежном учебнике паразитологии: новые виды, пути циркуляции паразитов, миграции плероцеркоидов в необычных для них хозяевах и т. д. Прекрасно использована литература по патогенному воздействию лентецов на организм человека. На столь же высоком уровне стоит и раздел, посвященный семейству Taeniidae.

Семейству Ancylostomaridae автором уделено большое, заслуженное по праву значимости место. Особенно много интересных данных по эпидемиологии анкилостомидозов в условиях СССР. Здесь много оригинального материала русских исследователей. Имеются все же некоторые неточности. Например: «При смешении кала с землей и при попадании яиц во влажную почву развитие зародыша идет быстро, если налицо благоприятная температура (около 25° С)»; следовало бы привести конкретные цифры продолжительности развития инвазионных стадий; это имеет существенное эпидемиологическое значение, в частности для определения аутохтонности каждого отдельного случая анкилостомидоза, обнаруживаемого в том или другом месте вне уже твердо установленных очагов анкилостомидозов.

Прекрасно разработан раздел о роде Ascaris. Здесь приведены многочисленные наблюдения ближайших учеников Е. Н. Павловского (Г. Г. Смирнова и др.). Оригинальная схема миграции личинок аскарид в теле человека отличается большой наглядностью и подкупающей простотой. Очень подробно для учебника освещено болезнетворное действие аскарид. Раздел снабжен большим количеством оригинальных, прекрасно выполненных рисунков.

Роду Dracunculus посвящено достаточно места. В этом разделе имеются некоторые неточности, в общем мелкие, но на них надо обратить внимание при следующих изданиях «Руководства». Например, толщина взрослой самки Dr. medinensis приведена в 1—1,7 мм, тогда как на самом деле она равна 0,5—1,7 мм (стр. 429). На стр. 436 описывается процесс прободения головкой ришты кожи человека и выделения паразитом микрофилярий, а дальше идет такого рода указание: «Затем эпидермис образует крупный пузырь — «pemphigus». Здесь имеется неточность: пузырь образуется перед прорывом головкой ришты через эпидермис. Не объяснен термин «хауз» — он известен только работающим на Востоке, в Средней Азии. На стр. 436 находим: «Последовательное применение комплекса мер борьбы с риштой повело *почти* (курсив рецензентов) к полному искоренению этого паразита... в старой Бухаре». Вот уже 14 лет, как не отмечено ни одного нового случая ришты в Бухаре; поэтому можно говорить о полной ликвидации там этого заболевания.

За недостаточностью места мы не могли останавливаться подробно на каждом разделе медицинской гельминтологии «Руководства» и обратили внимание только на наиболее крупные. Но надо определенно подчеркнуть, что все главы в целом написаны с достаточной полнотой и глубиной.

Особенно следует остановиться на большом разделе «Общее (резорбтивное) влияние (глистные интоксикации)». Здесь автор обобщает большой литературный материал и исследования своей лаборатории. Автор приходит к вполне обоснованному выводу, что «токсичность исследованных глист несомненна, но формы проявления ее крайне варьируют от бессимптомного паразитоносительства до самых разнообразных и пестрых по характеру заболеваний, смазывающих «лицо» глистных болезней». Важнейшим выводом в этом разделе является следующий: «Подобные вариации зависят от того, что состояние зараженного глистами организма хозяина на данный момент является результатом взаимного влияния друг на друга обоих компонентов биологической системы — хозяина и паразита, из которых каждый изменчив в своих физиологических

состояниях». И далее: «Этого мало: результаты взаимного влияния находятся также под известным модифицирующим воздействием других обитателей организма хозяина (синергетическое действие паразитоценоза хозяина на его организм), равно как и под контролем факторов внешней среды». С этим безусловно согласится каждый паразитолог. Вывод этот ценен по тому всеобъемлющему охвату материала, который свойственен только крупнейшим научным обобщениям.

В общем т. I «Руководства», несмотря на отдельные мелкие, легко устранимые дефекты, является крупнейшим вкладом в советскую и мировую литературу по паразитологии. Блестящий по изложению, стройный по конструкции, проникнутый единой идеей, увязанный с практикой, стоящий на уровне высоких теоретических обобщений труд автора заслуживает самой высокой оценки. Что касается внешности издания, то она соответствует содержанию. Надо быть благодарным Издательству Академии Наук СССР, поднявшему за последнее время на должную высоту издание научных книг в СССР. В данном случае Издательство выпустило великолепно оформленную книгу. Особенно надо отметить высоту полиграфического искусства в воспроизведении цветных таблиц.

Н. И. Ходукин и М. С. Софиев

И. И. Шмальгаузен. Проблемы дарвинизма. Допущено Всесоюзным комитетом по делам высшей школы при СНК СССР в качестве учебного пособия для биофаков и педвузов. Изд-во «Сов. наука», 1946, 525 стр. Тираж 15 000.

Рецензируемая книга, как видно из содержания титульного листа, должна быть подвергнута двойной оценке: как научное произведение широко известного советского дарвиниста и как учебное пособие, т. е. с теоретической и методической стороны.

Остановимся сперва на структуре книги, ее плане и содержании. Книга состоит из двух частей. В первой, называемой «Основы дарвинизма», излагаются следующие вопросы. В сжатом «Введении» автор характеризует дарвинизм как самостоятельную дисциплину. Во второй главе, называемой «Происхождение животного мира», излагается краткая история эволюционного учения, дается характеристика предпосылок дарвинизма, сообщаются основные даты деятельности Дарвина и его учение. Далее автор переходит к описанию доказательств эволюции. Заканчивая на этом обзор общих данных о дарвинизме, И. И. Шмальгаузен переходит затем к характеристике борьбы за существование и к косвенным и прямым доказательствам естественного отбора. Ознакомление читателя с этим материалом создает предпосылки к рассмотрению проблемы органической целесообразности, вслед за которой дается оценка теории Дарвина в свете материалистической диалектики. Затем автор описывает основные этапы борьбы за дарвинизм и заканчивает этот цикл вопросов краткими данными о достижениях советской селекции.

Третья глава посвящена «Элементарным основам эволюции» — учению о мутациях и модификациях и других формах изменчивости. Главе предпослан исторический очерк, дается общая характеристика изменчивости и наследственности, анализируются мутации, их значение в эволюции, описываются модификации, их значение, наконец излагается проблема овладения изменчивостью. Четвертая глава посвящена движущим факторам эволюции — борьбе за существование и естественному отбору. Говорится о формах борьбы за существование, об элиминирующем эффекте ее, о формах соревнования, о вмешательстве человека в борьбу за существование, об эффективности отбора, о формах отбора, в том числе о стабилизирующем отборе. Главу завершают характеристика творческой роли отбора и вопрос о взаимоотношениях между искусственным и естественным отбором. В пятой главе автор обсуждает проблему органического многообразия. Как и всюду, материалу предпослан исторический очерк. В дальнейшем подробно рассматриваются проблема изоляции и проблема дивергенции, как основного фактора, обусловливающего органическое многообразие. На этом заканчивается первая часть книги.

Вторая часть посвящена проблемам эволюционной морфологии. Здесь обсуждается проблема целостности организма (гл. VI), проблема соотношений между онто- и филогенезом (гл. VII), проблема внешних и внутренних факторов в развитии (гл. VIII), проблема направлений эволюционного процесса (гл. IX), наконец, проблемы, объединяемые автором под общим наименованием «закономерности эволюции», где разбираются такие важные вопросы, как необратимость эволюции, проблема вымирания и т. п. Эта глава заключается параграфом, который называется «Эволюция как диалектическое развитие». Указателя терминов нет. Издана книга неплохо, рисунков, частью новых для нашей учебной литературы, много.

Переходим к оценке рассматриваемого труда. Книга принадлежит перу крупнейшего советского дарвиниста, принципиального материалиста, человека, обладающего крупным талантом и умением сочетать аналитический и синтетический подходы к вопросам биологии, и притом в их качественном единстве. Перед нами глубокая разработка ответственнейших проблем дарвинизма. Книга должна прежде всего рассматриваться как синтез ранее изданных автором работ по дарвинизму. Она несет на себе печать оригинальности, оставаясь всюду, на протяжении всего текста плодом

собственных исследований автора. Нигде, ни в одной строке, даже там, где автор сообщает обычные исторические сведения, нет элементов компиляции, заимствования. Все, от начала до конца, плод глубокой мыслительной деятельности ученого. Естественно, что пособие, построенное на таких принципах, привлекает к себе пристальное внимание.

Рассмотрим сперва основные принципы рецензируемого труда. Эти принципы определены в «Введении». Автор трактует дарвинизм как самостоятельную дисциплину (науку). Это обстоятельство и придает книге ее специфический колорит. Понимание дарвинизма как науки,— чему рецензент горячо сочувствует,— налагает на автора особые обязательства — показать систему трактуемой науки. Автор это и делает. Книга дает проблемное изложение дарвинизма, она остается всюду, во всех главах — системным изложением, в том смысле, что вопрос идет не о случайном порядке проблем, а о системе дарвинизма. Другое дело, насколько эта система спорна или, напротив, непогрешима. Я хотел бы отметить, что принятая автором система изложения в целом не встречает каких-либо принципиальных возражений, хотя я лично предпочитаю несколько иную структуру курса. Однако к замечаниям по книге мы перейдем несколько позднее. Прежде всего нам хочется отметить ее положительные стороны. Я здесь не буду останавливаться на данных первой и второй глав («Введение» и «Происхождение мира организмов»). Отмечу только, что эти главы написаны очень точно, методически они также не вызывают каких-либо возражений. Разумеется, центр интереса книги не в них, а в последующем материале.

Третья глава — об элементарных факторах эволюции,— напротив, очень ответственна. Она рассматривает проблему изменчивости как элементарную основу эволюции.

Предпослав ее материалу солидный исторический очерк вопроса, автор обращается к анализу проблемы мутаций. Рассмотрев материальные основы мутаций, И. И. Шмальгаузен достаточно подробно останавливается на главнейшем вопросе главы — роли мутаций в эволюции. Взгляды автора на этот вопрос неоднократно обсуждались другими специалистами и отклики довольно разноречивы. Нельзя сказать, чтобы взгляды И. И. Шмальгаузена были общепринятыми. Некоторые авторы не согласны с ним в том, что мутации относительно вредны, и пытаются оспаривать эту точку зрения. Я лично держусь того мнения, что воззрения Шмальгаузена на мутации как относительно вредные наследственные сдвиги должны рассматриваться как крупный вклад в систему и методологию дарвинизма. Всем хорошо известно, что эволюция не может быть сведена к изменчивости. Однако в практике научно-исследовательской работы этот тезис, имеющий кардинальное значение для дарвинизма, фактически далеко не всегда осуществляется. Можно было бы назвать некоторых подлинных «фабрикантов видов», которые создают новые виды при помощи одной изменчивости. Явление это не слишком редкое и воззрения Шмальгаузена наносят таким представлениям увесистый удар. Положение о том, что эволюция несводима к изменчивости, с блеском защищал еще К. А. Тимирязев. Однако это не помешало тому, что позднее такое сведе́ние вновь и вновь возникало и поддерживалось в науке, в том числе в СССР.

Своими данными об относительной вредности мутаций И. И. Шмальгаузен фактически показал, что 1) организмам не свойственна имманентная целесообразность и что 2) самый факт относительной вредности мутаций делает фактически невозможным сведе́ние эволюции к ним. Если раньше это было логически ясно, то теперь это стало фактически доказанным. В этой связи воззрения Шмальгаузена на относительную вредность мутаций открывают путь к предельно ясной постановке вопроса о механизме трансформации мутаций в адаптации. Я лично считаю, что данные Шмальгаузена завершают борьбу дарвинизма по этому вопросу. Привести четкие доказательства несводимости эволюции к мутациям — это значит основательно укрепить позиции дарвинизма. Именно с описанной точки зрения и следует подходить к оценке взглядов автора. Фактическая же сторона вопроса представляется мне совершенно ясной. Мне решительно непонятно, каким образом авторы, признающие то решение проблемы целостности организма, которое предложено Шмальгаузеном, оспаривают тезис об относительной вредности мутаций. Ясно, что целостность организма находится в известном противоречии с мутационным процессом, так как непосредственным эффектом последнего является та или иная форма и та или иная степень дезинтеграции, т. е. процесса, обратного тому, который становится всегда результатом исторического развития. Факторы эволюции обусловливают интеграцию, факторы мутаций имеют обратный эффект. Все признают, что мутация есть сдвиг генетической структуры и соответственно — нормы реакции, но отсюда ясно, что это есть одновременно та или иная форма и степень сдвига в формообразовании. Если такой сдвиг происходит в интегрированной системе (т. е. в исторически обусловленном организме), то результатом мутации может быть только дезинтеграция, которая и есть фактическое выражение вредности мутации. Однако эта вредность относительна, как относительно и все полезное. Мелкие мутации менее вредны, крупные — вреднее, так же как и бесконтрольное накопление мутаций. Я позволю себе напомнить историю пещерного медведя, где совершенно ясно, что именно ослабление

элиминации в благоприятных условиях, т. е. относительно бесконтрольное накопление мутаций, имело своим следствием конечную дезинтеграцию организма, а в дальнейшем, при соответственных условиях, и его гибель. Точка зрения Шмальгаузена позволяет воочию представить себе, что значит количество и качество в историческом развитии организмов. Мутации по отношению к исторической интегрированной системе вида — только количество. Вопрос о том, каким образом относительно вредные мутации превращаются в адаптации,— это и есть конкретно решенная картина перехода количества в качество. Вот те основания, по которым я не склонен относиться отрицательно к воззрениям И. И. Шмальгаузена по данному вопросу. Я готов утверждать, что Шмальгаузен подходит к данному вопросу диалектически, а его противники этого не понимают.

В той же связи я хотел бы подойти к оценке воззрений Шмальгаузена на проблему модификаций. Я высоко расцениваю попытку автора различать элементарные и адаптивные модификации, так как эта попытка имеет своим непосредственным следствием анализ модификаций на историческом фоне, и именно этот последний определяет и то решение проблемы взаимоотношений между наследственным и ненаследственным, которое характерно для Шмальгаузена. И здесь процесс перехода ненаследственного в наследственное лежит в плоскости исторического, а не физиологического аспекта. Жаль только, что эти вопросы рассматриваются Шмальгаузеном не в разбираемой главе, а позднее, в связи с проблемой стабилизирующего отбора, почему в главе об изменчивости получается весьма неполная характеристика эволюционного значения модификаций. Название главы я считаю очень удачным. Оно логически вытекает из всей концепции автора и подчеркивает, что изменчивость это еще далеко не эволюция.

Четвертая глава посвящена борьбе за существование и естественному отбору. Несомненно, что центральное значение имеет в этой главе анализ форм естественного отбора и характеристика его творческой роли. Весь материал этой главы построен на работах самого автора, глубоко теоретически оригинален и отличается предельной четкостью формулировок, хотя и требует при изучении большого внимания и напряжения мысли. Теория стабилизирующего отбора изложена автором достаточно полно, предлагаемая им схема (стр. 275) способствует уяснению проблемы, тогда как достаточно четкая характеристика творческих функций отбора в значительной степени разрушает трудно преодолимое у учащихся представление, что отбор есть только сито или контролер.

В пятой главе, посвященной проблеме органического многообразия, я считаю весьма правильным, что автор очень принципиально подошел к проблеме изоляции. Читателю, который внимательно проштудирует эту главу, будет все же ясно, что основным фактором многообразия остается дивергенция, а не изоляция. Глава насыщена большим количеством ярких примеров.

Шестая глава посвящена проблеме целостности организма в его индивидуальном и историческом развитии. Поэтому здесь разбираются корреляции, значение их в эволюции, ее интегрирующие факторы и проблема координаций, короче — организм как целое в его индивидуальном и историческом развитии. Я выше указал на глубокий и принципиальный материализм автора, особо яркое выражение он получил именно в решении проблемы целостности организма. Критики взглядов Шмальгаузена в этой области никак не могут этого понять, обнаруживая таким образом ограниченность своего собственного материализма. Вопрос между тем стоит совершенно ясно. Организм целостен. Каково происхождение этой целостности? Нужно ли дать ответ на этот вопрос? Ответ совершенно необходим, так как он должен иметь своим следствием разрушение не только идеалистической концепции о предустановленной целостности, но и не менее, если не более вредной в идейном отношении механистической концепции, сводящей целостный организм к некоему механическому агрегату. Борьба с идеализмом и механизмом в области понимания самого существа организма, самого понятия об организме — вот, что составляет основное содержание теории Шмальгаузена. Я только должен оговориться, что для того чтобы понять заслуги Шмальгаузена в этой области, надо все же обладать солидным багажом знаний и быть свободным от ограниченной предвзятости мышления. Центральной частью, цитаделью, воззрений Шмальгаузена на целостность организма являются, конечно, теории корреляций и координаций. Эти теории фактически подтверждают обоснованность материалистических воззрений Шмальгаузена на целостность как на нечто становящееся и развивающееся — ведь в этом основной интерес и методологическая ценность его воззрений.

Глава седьмая рассматривает проблему соотношений между индивидуальным и историческим развитием. Я не буду останавливаться на этой главе. Она развивает воззрения А. Н. Северцова. Не буду останавливаться и на остальных главах. Все они написаны очень хорошим языком, содержат достаточное количество примеров и дают очень полный разбор ряда проблем, связываемых обычно в одно целое под названием путей и закономерностей эволюции. Отмечу только, что автор написал эти главы в том блестящем стиле, который отличает его же книгу — «Курс сравнительной анатомии».

Перехожу теперь к некоторым замечаниям. Я хотел бы отметить некоторые черты рецензируемой книги, которые представляются мне спорными как с методической, так и с теоретической стороны.

1. Отметим, что автор нечетко различает два понятия: понятие о науке и дисциплине. Мне лично всегда казалось, что доказывать, что дарвинизм есть дисциплина, не стоит труда. Любая дисциплина конечно научна, но не всегда это наука, так как дисциплина может включать в себя и ряд наук. Поэтому во введении, с моей точки зрения, следовало бы более четко подчеркнуть, что дарвинизм есть самостоятельная наука, а не только дисциплина.

2. Я лично считаю неудачным предложение автора называть мутации филогенетической изменчивостью, а модификации — онтогенетической. Мотивировка автора также неудачна. Автор пишет: «Мутация может в благоприятных условиях сохраняться в длинном ряду поколений и дать начало целой цепи измененных организмов. Комбинированием таких изменений создаются новые подвиды, виды и т. д. Поэтому можно мутационную изменчивость называть также филогенетической» (стр. 212). В учебном пособии так писать нельзя. Ведь вывод из сказанного полностью противоречит всей концепции автора по поводу несводимости эволюции к мутациям и комбинациям. Мутации ни коим образом не могут называться филогенетической изменчивостью, так как филогенетическая изменчивость есть категория историческая, что неверно в отношении мутаций. И почему модификации явление онтогенетическое, а мутации — филогенетическое? И будет ли филогенетическим явлением соматическая мутация? Наконец, а почему был бы неверен взгляд, что мутации являются одним из проявлений онтогенеза пропагативных клеток? Лично у меня возникают все эти вопросы, и я не стал бы называть мутации филогенетической изменчивостью.

3. Неубедительно, с позиций дарвинизма, рассмотрение проблемы овладения изменчивостью в отрыве от проблемы овладения эволюционным процессом в целом. Такое рассмотрение этой проблемы методологически противоречит установкам автора. Если эволюция не сводима к изменчивости, то не многого стоит и проблема овладения изменчивостью, если она ставится вне связей с проблемой овладения эволюционным процессом. Такой вывод прямо напрашивается из блестящих концепций автора, которые я выше имел честь защищать.

4. В этой связи можно выразить сожаление, что автор не написал специальной главы, посвященной проблеме управления эволюционным процессом. Такая глава очень выпукло подчеркнула бы значение дарвинизма в практике.

5. В главе четвертой, при описании форм борьбы за существование, форм элиминации и соревнования почти не дается конкретных примеров, что совершенно недопустимо для учебного пособия, в котором не должно быть элементов догматизма.

6. С моей точки зрения мало раскрыты соотношения между дарвиновским и стабилизирующим отбором. Показаны различия между ними, но каковы их исторические связи,— этот вопрос все же освещен недостаточно.

7. Я не могу согласиться с автором, что «Сам стабилизирующий отбор не вносит ничего принципиально нового» (стр. 278). Не согласен я также с нотками противопоположения стабилизирующего отбора дарвиновскому, которые звучат в следующих словах: «Значение творческого, движущего фактора эволюции имеет в основном обычный дарвиновский прямой отбор» (там же). Страницей раньше автор писал: «В процессе стабилизирующего отбора происходит непрерывная перестройка генотипа, которая на глаз не улавливается, но приводит к коренному преобразованию механизма индивидуального развития» (стр. 276). Это положение явно противоречит ранее цитированному. Мне представляется, что стабилизирующий отбор есть другая форма и другая сторона творческой функции естественного отбора в целом. Стабилизирующий отбор несомненно интенсифицирует накопление генетических различий в видовых популяциях, и этим как бы аккумулируется материал для дарвиновского отбора, который, кстати, в отличие от стабилизирующего, мог бы быть обозначен как рефектирующий (от лат. refectio — обновление). Рефектирующая функция отбора неразрывно связана со стабилизирующей функцией его. Именно эта сторона влияния естественного отбора представляет выдающийся интерес.

8. Думаю, что последний параграф книги — «Эволюция как диалектическое развитие» — следовало бы выделить в отдельную главу, так как ведь этот параграф относится к содержанию всей книги, а не только к последней главе ее.

9. Должен еще раз подчеркнуть настоятельную необходимость выделения главы об управлении эволюционным процессом. Это особенно важно в учебном пособии, которое должно конкретно раскрыть органические связи дарвинизма с практикой.

Других замечаний у меня не имеется. Можно пожелать больших успехов этой выдающейся книге, которая должна рассматриваться как крупное явление в нашей учебной литературе. Заключая ее оценку, я сказал бы, что с появлением этой книги мы получаем новое и очень яркое доказательство в пользу того факта, что дарвинизм нашел в СССР свою — не вторую, а истинную родину.

А. Парамонов

И. И. Шмальгаузен. Факторы эволюции. Изд-во Академии Наук СССР, 1946, 396 стр., 46 рис. Цена 27 руб.

1. Изучение закономерностей эволюционного процесса позволяет обнаружить два явления: с одной стороны, в ходе эволюции наблюдается неуклонное изменение организации живых существ, отвечающее изменению условий жизни; с другой стороны, некоторые особенности строения, раз возникнув, сохраняют удивительное постоянство, оказываясь крайне широко распространенными среди крупных разделов органического мира. Не говоря уже о фундаментальных биохимических процессах, лежащих в основе жизнедеятельности и оказывающихся в своих существенных чертах поразительно сходными у всех живых существ, каждый крупный раздел животного или растительного мира характеризуется целым рядом признаков, обнаруживающих некоторое постоянство. Принципиально сходно устроен скелет у всех позвоночных, четырехкамерное сердце имеют крокодилы, птицы и млекопитающие; насекомые характеризуются дыханием с помощью трахей и т. д. Все эти особенности, раз возникнув в ходе эволюции, сохраняют постоянство, воспроизводясь в данной цепи последующих поколений.

Если мы сосредоточим свое внимание на отдельном виде, то обнаружим выражение той же закономерности. Особи вида, развиваясь в различных условиях среды, будучи генотипически различными, между тем обнаруживают сходство морфофизиологической организации.

Естественно, возникает вопрос: что определяет подобное постоянство? Почему оно возникает в ходе эволюции и какими механизмами поддерживается? Перед нами вопрос о факторах сохранения определенности организации, о специфичности процесса воспроизведения. Этот вопрос всегда интересовал биологов, и представители различных направлений пытались его решать тем или иным образом. Неоламаркисты объясняли стойкость организации переходом индивидуальных приспособлений в наследственные, противопоставляя относительную стойкость лябильности, как бо́льшую степень унаследованности меньшей степени. Согласно неоламаркистской концепции, постоянство условий среды, в конце концов, обусловливает относительную стабильность наследственной организации. Анализ фактического материала, однако, скоро позволяет обнаружить порочность подобной концепции. Весьма часто наиболее стабильные формы развиваются не при постоянстве условий, а при их крайней изменчивости, на что в свое время указал наш русский ботаник Н. В. Цингер (1909).

А. Вейсман — автор противоположной концепции. В клеточном ядре заложены зачатки всех частей организма. Индивидуальное развитие — онтогенез — представляет собой, по Вейсману, процесс сортировки предсуществующих зачатков с помощью особого механизма дифференциального митоза. Этот механизм обеспечивает попадание тех или иных зачатков на свои места, что и обусловливает специфику развития частей. Постоянство организации объясняется постоянством детерминантов ядра; сущность онтогенеза сводится к сортировке фактически готовых частей.

Генетика, цитология и механика развития опровергли представления Вейсмана, и проблема факторов, определяющих относительную стабильность организации, осталась нерешенной актуальной проблемой биологии. Ее решению и посвящена книга академика И. И. Шмальгаузена «Факторы эволюции».

2. И. И. Шмальгаузен, синтезируя огромный фактический материал, подошел к проблеме устойчивости органических форм как последовательный дарвинист. Для него проблема относительной стабильности онтогенеза в первую очередь — историческая проблема. Относительная устойчивость организации возникает в процессе естественного отбора в изменчивой среде жизни; она представляет собою одно из выражений сложного процесса взаимодействия организма и среды в ходе эволюции.

Дарвин в книге «Происхождение видов», говоря о преобразовании соответственной окраски у тетерева, указывает на две формы деятельности естественного отбора: «...действие естественного отбора может проявиться как в приобретении соответственной окраски различными видами тетеревов, так и в поддержании постоянства этого признака, раз он приобретен» (разрядка моя.— *М. К.*).

Это дарвиновское положение о двух сторонах деятельности естественного отбора и было развито И. И. Шмальгаузеном в его теории стабилизирующего отбора.

И. И. Шмальгаузен различает две формы естественного отбора — ведущую форму и стабилизирующую. «Ведущая (движущая) форма отбора реализуется на основе селекционного преимущества (в измененных условиях внешней среды) определенных уклонений организации перед нормой, установившейся в прежних условиях существования. Она связана с частичной элиминацией прежней нормы и установлением новой. Стабилизирующая форма отбора осуществляется на основе селекционного преимущества (в известных, особенно колеблющихся условиях) нормальной организации перед уклонениями от нормы. Она связана с элиминацией большинства уклонений и с выработкой более устойчивых механизмов нормального формообразования» (стр. 128, разрядка автора).

Сущность теории стабилизирующего отбора весьма проста — это сохранение признаков, имеющих приспособительное значение, в изменяющихся условиях жизни.

Высокие пороговые реакции в развитии определяются сложностью зависимости изменчивости того или иного процесса от изменчивости внешнего фактора. Простей-

шая форма зависимости состоит в том, что при изменении того или иного фактора среды происходит соответственное изменение в признаках организма. Шмальгаузен показывает, что такого рода элементарная зависимость мало приспособительна: реакция, приспособительная вначале, может перестать быть таковой к моменту ее завершения, скажем, при новом изменении внешнего фактора. Организм «не может поспеть» за всеми случайностями колебаний температуры, света, питания. Элементарная реактивность в сложных условиях оказывается мало приспособительной. Будут сохраняться формы, как бы дифференцирующие внешние воздействия.

Механизмом, дифференцирующим внешние воздействия, является взаимодействие частей в развитии, то, что И. И. Шмальгаузен обозначает термином корреляции. Сложность организации оказывается средством более дифференцированного отношения к среде.

Сохраняя формы организации, относительно устойчивые в меняющихся условиях среды, стабилизирующий отбор тем самым оказывается важнейшим фактором создания и перестройки коррелятивных зависимостей в онтогенезе, он оказывается фактором эволюции онтогенеза.

Теория стабилизирующего отбора не только объясняет относительную устойчивость организации, но и подводит к пониманию возникновения самого механизма индивидуального развития с его замечательным свойством избирательного реагирования.

3. Возникновение системы внутренних корреляций в развитии частей вовсе не означает повышения независимости от среды. Изменчивая среда попрежнему остается важнейшим компонентом развития, однако ее вариации, парируясь высокими порогами, обнаруживаются лишь в субпороговой изменчивости. Такой же субпороговый характер приобретает наследственная изменчивость, образуя скрытый резерв наследственной пластичности или мобилизационный резерв вида по терминологии И. И. Шмальгаузена.

Некоторые исследователи, недостаточно усвоив точку зрения Шмальгаузена, говорят о прогрессирующей эмансипации организма от среды, якобы наблюдаемой в ходе эволюции. Но подобная эмансипация представляет собой иллюзию, вызванную трудностью анализа субпороговой изменчивости.

В процессе эволюции происходит усложнение зависимости между организмом и средой. Как одна из форм этого усложнения выступает закономерность пороговых реакций. При этом кажется, что изменчивость среды утрачивает свое значение и ход индивидуального развития автономизируется.

Эта «автономизация», однако, лишь весьма относительна и отражает не столько действительные отношения организма и среды, сколько несовершенство наших методов изучения. Когда И. И. Шмальгаузен говорит об «автономизации», он имеет в виду не мифическую эмансипацию от среды, а характер обнаружения ее изменчивости на фоне высоких пороговых реакций. При этом относительная независимость онтогенеза от колебаний среды, его «автономизация», в действительности, оказывается формой своеобразной и сложной зависимости, определяемой сложностью корреляционного аппарата. Подобное представление — логическое следствие теории стабилизирующего отбора.

4. Разрабатывая гипотезу о корреляциях нашего крупнейшего дарвиниста акад. А. Н. Северцова, Шмальгаузен открывает своеобразную биологическую форму устойчивости. В противоположность широко распространенной точке зрения, отождествляющей относительное постоянство хода онтогенеза в процессе эволюции с устойчивостью наследственных единиц — генов, Шмальгаузен, вслед за Северцовым, говорит об устойчивости процессов развития. Устойчивость целостной организации оказывается при этом следствием высокой реактивности взаимодействующих частей.

Естественный отбор имеет дело с процессом приспособляемости, иначе говоря, с процессами развития, а не только с отдельными признаками или стадиями. В процессе приспособляемости находит свое выражение наследственная организация. Поэтому отбор на приспособляемость к конкретным условиям всегда связан с преобразованием наследственной организации.

Шмальгаузен показывает, что целостный процесс развития оказывается более устойчивым, чем отдельные его частности и даже чем ядерная структура. В эволюции происходит непрерывное изменение элементов ядра, преобразование отдельных признаков, однако стойко сохраняются взаимозависимости частей, выражающиеся в устойчивости ряда существенных признаков; биологическая устойчивость оказывается связанной не с постоянством частей, а со сложностью взаимозависимости процессов развития.

5. В процессе эволюции происходит сохранение корреляций, имеющих приспособительное значение, позволяющих дифференцированно реагировать на факторы среды, приспособляться к среде. Частные корреляции имеют переходящее значение, они постепенно заменяются все более широкими и существенными. В ходе эволюции происходит аккумуляция корреляционных механизмов широкого значения. Теория стабилизирующего отбора приводит к проблеме сущности морфо-физиологического прогресса; морфо-физиологический прогресс начинает вырисовываться как результат накопления и преобразования корреляций все более широкого значения. Он высту-

пает при этом как неизбежный результат развития во все усложняющейся среде. Дарвиновские представления о факторах усложнения организации получают в концепции Шмальгаузена новое подтверждение и развитие.

6. Анализ факторов морфо-физиологического прогресса позволяет И. И. Шмальгаузену подойти к материалистическому решению двух других важнейших эволюционных проблем — проблемы направленности эволюционного процесса и проблемы темпа эволюции. В ходе эволюции идет прогрессивное усложнение организации, повышение средств и форм индивидуальной приспособляемости. Недифференцированная первичная прямая приспособляемость к среде, через создание сложного аппарата корреляций, превращается в приспособляемость дифференцированную.

Эта дифференцированная приспособляемость позволяет организму ориентироваться в сложных условиях жизни. Возрастает способность к функциональным адаптациям, развиваются формы приспособительного поведения. Это обеспечивается прогрессивной дифференцировкой факторов онтогенеза, усложнением системы морфогенетических корреляций.

«С развитием индивидуальной приспособляемости организмов увеличивается значение регуляторных процессов, возрастает общая стойкость организма, усложняется аппарат индивидуального развития с его системой механизмов, защищающих нормальное формообразование. За все эти процессы развития максимальной устойчивости высших организмов ответственна стабилизирующая форма естественного отбора. В процессе прогрессивной эволюции ее роль непрерывно возрастает» (стр. 382). Стабилизирующий отбор, создавая устойчивость организации и тем самым обеспечивая тонкую индивидуальную приспособляемость, создает предпосылки для убыстрения темпов эволюции. «Имеются все условия для того,— пишет Шмальгаузен,— чтобы процесс эволюции принял характер самоускоряющегося движения» (стр. 383). Темп эволюции, столь различный в различных линиях, определяется деятельностью материальных факторов и в первую очередь своеобразием дарвиновской борьбы за существование. В книге Шмальгаузена дается блестящий анализ этого вопроса. Особый интерес представляет наглядная демонстрация взаимозависимости организмов различных групп в процессе эволюции. Наиболее высоко стоящие группы не только имеют возможность наиболее быстро эволюировать, но вместе с тем они оказывают огромное влияние на низшие группы, тормозя их прогрессивное развитие. Взаимозависимость всех звеньев органического мира в процессе эволюции становится фактором огромного значения. Конкретное отношение вида к среде обитания определяет направление и темп его эволюционных преобразований.

7. В короткой рецензии невозможно перечислить все богатство идей, которыми полна книга Шмальгаузена. Несомненно, она окажет большое влияние на развитие советской эволюционной теории. Конечно, это не популярная книга, не книга для легкого чтения. Это серьезное исследование вопроса о факторах эволюции. Ее нельзя просто читать, ее нужно изучать с карандашом в руках.

Вместе с тем при таком подходе обнаруживаются и несогласия во взглядах, служащие источником научной дискуссии. Я не могу согласиться со следующими положениями.

Во-первых, я думаю, что теория стабилизирующего отбора не проиграет, а выиграет, если будет отброшена старая гипотеза «замены ненаследственных изменений аналогичными наследственными», предложенная в конце прошлого века Л. Морганом и М. Болдуином. Рассматривая индивидуальную приспособляемость как выражение наследственных свойств, Шмальгаузен тем самым делает ненужной гипотезу «замены», согласно которой индивидуальная приспособляемость вида противопоставляется наследственным приспособлениям. Ненаследственное в действительности лишь форма развития наследственного, а не некая добавка к наследственному, что постулируется гипотезой «замены». Использование гипотезы Моргана — Болдуина для иллюстрации некоторых моментов деятельности стабилизирующего отбора уже сыграло свою отрицательную роль. Некоторые исследователи просто отождествили одно с другим. Не соглашаясь с гипотезой «замены», эти исследователи вместе с тем заявляют о своем несогласии с теорией стабилизирующего отбора, не видя разницы между искусственным построением Моргана — Болдуина и дарвинистическим представлением о путях и механизме относительной стабилизации признаков.

Второй момент, с которым я не могу согласиться, касается анализа закономерностей мутирования. Исходя из различных частот прямых и обратных мутаций, Шмальгаузен считает, что «...процесс мутирования означает переход наследственной единицы («гена») в более устойчивое состояние» (стр. 42). С этим трудно согласиться. Во-первых, известны случаи, где обратное мутирование происходит с большей частотой, чем прямое (например в случае мутабильных генов, проанализированных Демерецем). Во-вторых, видимая частота мутирования, анализируемая обычными методами, не всегда обязательно отражает действительные преобразования, происходящие в хромосомах.

Современная генетика вскрыла большое количество фактов, позволяющих подойти к проблеме мутирования. Во-первых, частоты мутирования определяются, повидимому, особенностями ядерно-плазменного метаболизма, а не только спецификой мутирующего локуса. Это учитывает Шмальгаузен. Согласно его пред-

ставлению, «...накопление мутаций, разрушающих регуляторный аппарат организма (систему его корреляций и в первую очередь — геномных корреляций), само способствует дальнейшему возникновению новых мутаций» (стр. 91). Во-вторых, уже сейчас мы можем говорить о нескольких категориях наследственных изменений, характеризующихся различной устойчивостью. Во всяком случае тезис о мутационном процессе, как процессе, ведущем к устойчивости, требует пересмотра, тем более, что он противоречит всей стройной концепции Шмальгаузена.

Нельзя признать, с моей точки зрения, удачным седьмой раздел первой главы, где трактуется проблема устойчивости ядра и цитоплазмы. Противопоставление ядра, как более изменчивого в ходе эволюции, цитоплазме, как менее изменчивой, спорно.

В книге имеется ряд недостаточно удачных выражений. Таковым мне представляется, например, следующее: «множественное выражение плейотропии». В переводе на русский язык это означает: «множественное выражение множественного выражения генов». Проще говорить о множественном выражении мутаций.

8. Список несогласий по ряду частных вопросов можно было бы, конечно, увеличить, но эти несогласия по частным вопросам скорее даже в еще большей степени подчеркивают значение рецензируемой книги, будящей мысль и заставляющей вновь и вновь задумываться над многими вопросами теории эволюции. Автор внес много оригинального, нового и ценного в разработку теории биологической устойчивости. Тем самым советским ученым внесен крупный вклад в дело развития материалистической эволюционной теории.

М. Камшилов

СОДЕРЖАНИЕ XXVI ТОМА

9

СОДЕРЖАНИЕ

Краткие сообщения

Рецензии

Редактор академик *Е. Н. Павловский*

Подп. к печ. 20. XI 1947 г. А-10517 Печ. л. 6
Уч.-изд. л. 9 Зак. 3480 Тираж 4100 экз. Цена 9 руб.

2-я тип. Издательства Академии Наук СССР. Москва, Шубинский пер., 10.

Цена 9 руб.